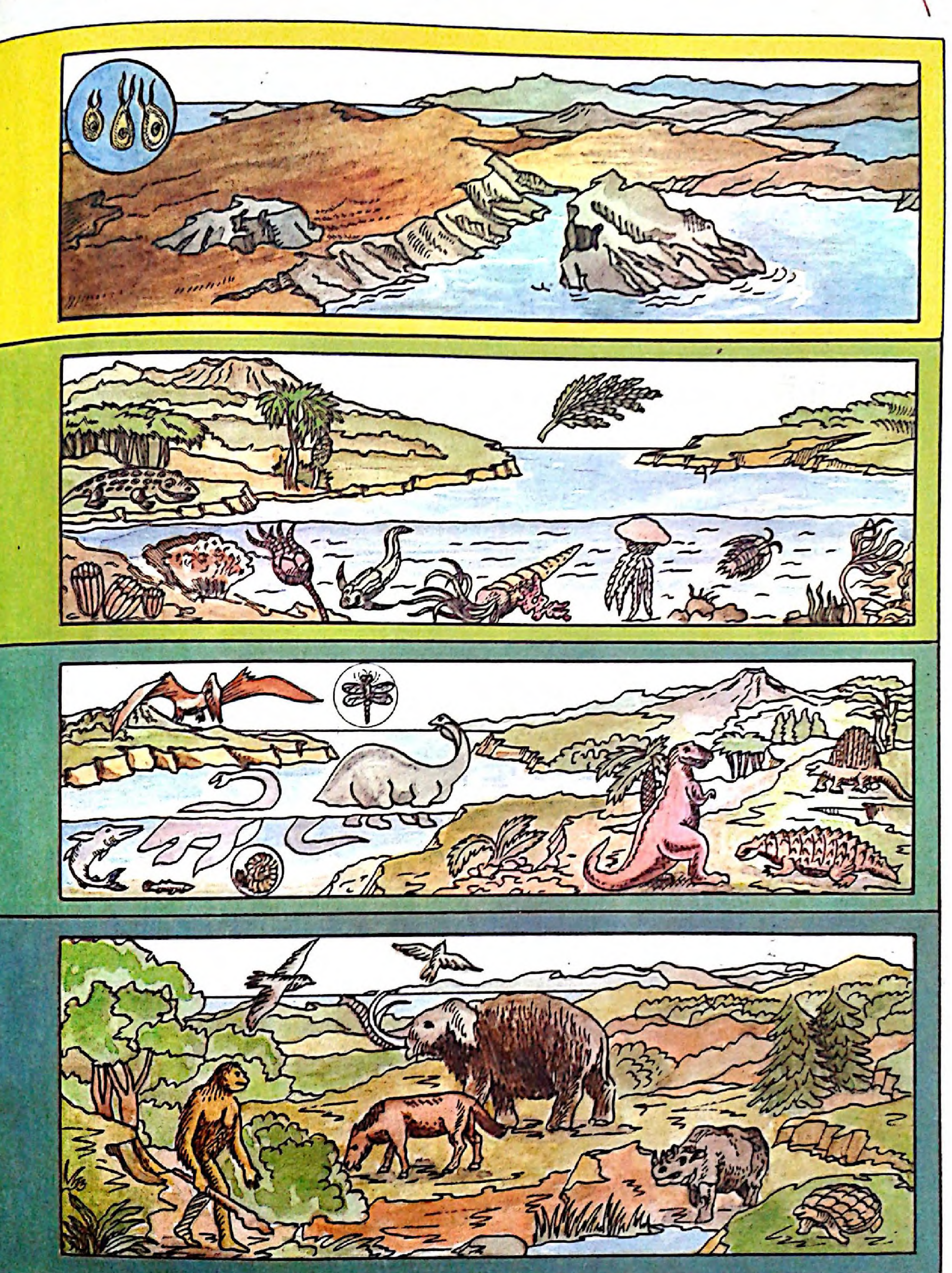


ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Эра	Период (млн.лет назад)	Растительность и животный мир
Архейская (начало 4500 млн.лет назад)	3500?	Жизнь зародилась в морях. (Никаких ископаемых следов о первых животных существах не осталось.)
	3000	Существование одноклеточных морских организмов
	1000	В морях появляются многоклеточные живые существа
Палеозойская (начало 600 млн.лет назад)	600–500	В морях появляются бесчисленные беспозвоночные. Среди беспозвоночных находим предков нынешних моллюсков и членистоногих
	500	Первые морские позвоночные панцирные рыбы (уже вымершие) с хрящевым скелетом панцирем
	400	Появляются современные рыбы. Начинает развиваться жизнь на появляющихся участках суши. Первые новоселы суши – бактерии, грибы, мхи и небольшие беспозвоночные животные, за ними следуют земноводные (амфибии)
	400–300	Земля покрывается могучими лесами папоротников и других растений, вымерших к настоящему времени. Распространяются насекомые
	300	Зарождение пресмыкающихся (рептилий)
Мезозойская (начало 230 млн.лет назад)	230–70	Эра рептилий. Эти животные распространяются не только на появляющихся из воды участках суши, но также и в морях. Некоторые из них достигают огромных размеров
	230–190	Зарождаются млекопитающие. Распространяются первые цветочные растения: голосемянные растения. Исчезают папоротниковые леса голосемянных растений
	180	Зарождаются птицы. Появляются первые покрытосемянные растения (растения, у которых цветы имеют завязи)
	130	Леса голосемянных растений на большей части суши вытесняются лесами покрытосемянных
	70	Вымирают динозавры и другие крупные рептилии
Кайнозойская (начало 70 млн.лет назад)	70–20	Млекопитающие распространяются во всей окружающей среде, вытесняя рептилий, численность которых резко сокращается. Значительно распространяются птицы
	70–50	Зарождаются различные классы млекопитающих: плотоядные, рукокрылые и предки современных обезьян и человека. Появляются травоядные (например, крупный рогатый скот, олени, лошади)
	20–10	Некоторые млекопитающие (китообразные) заселяют моря
Неозойская (начало 2 млн.лет назад)	2	Появляется австралопитек – прародитель человека
	0,04–0,02	Исчезают некоторые крупные млекопитающие (например, мамонт, шерстистый носорог, саблезубый тигр). Человек становится безраздельным хозяином Земли

Хорнійчук Свєта



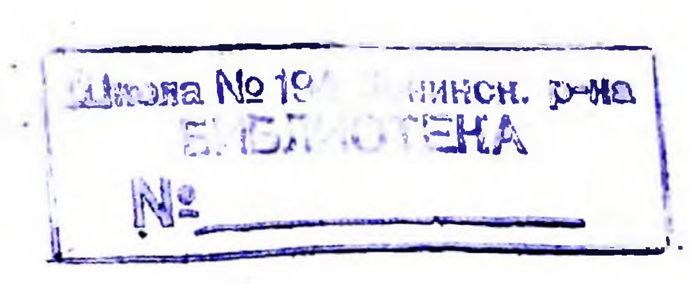
ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

**Учебник
для 10—11 классов школ
с углубленным изучением биологии**

Под редакцией профессора **А. О. Рувинского**

Утверждено
Министерством образования
Российской Федерации

МОСКВА «ПРОСВЕЩЕНИЕ» 1993



ББК 28.0я72
О-28

Авторы:
А. О. Рубинский, Л. В. Высоцкая, С. М. Глаголев, Г. М. Дымшиц, Н. А. Колчанов, Б. М. Медников, Б. А. Меркулов, Р. И. Салганик, В. К. Шумный

Общая биология: Учеб. для 10—11 кл. шк. с углубл. изуч. биоло-
О-28 гии / А. О. Рубинский, Л. В. Высоцкая, С. М. Глаголев и др.; Под ред. А. О. Рубинского.— М.: Просвещение, 1993. — 544 с.: ил.— ISBN 5-09-004184-9.

О $\frac{4306021100-312}{103(03)-93}$ инф. письмо — 92, доп. № 4

ББК 28.0я72

ISBN 5-09-004184-9

Дорогие друзья!

Учебник, который перед вами, отражает сложность и многогранность биологии как науки о живом. Учебник основывается как на классических, так и на самых последних достижениях биологической науки.

Очень важно, чтобы вы не только основательно усвоили учебный материал, но и научились применять знания в практической деятельности. Сегодня уже ни для кого не секрет, что тревожное состояние окружающей среды и здоровья людей во многом объясняется незнанием основных биологических закономерностей.

В целях самоконтроля старайтесь ответить на все вопросы, выполнить задания, которые даны в конце каждого параграфа. Для совершенствования знаний по биологии читайте дополнительную литературу, список который приведен в конце учебника. Чтобы углубить знания и убедиться в качестве усвоения фактического материала, следует, посоветовавшись с учителем, выполнить лабораторные работы (они также даны в конце учебника).

Общую биологию, как, впрочем, и другие дисциплины, необходимо изучать последовательно и с большим вниманием, делая записи в рабочей тетради, которая должна быть постоянным спутником в вашей работе с учебником.

Продуманная система заданий, вопросов, иллюстративное оформление облегчат вам самостоятельную работу с учебником и позволят успешно подготовиться как к выпускным экзаменам в школе, так и к конкурсным экзаменам в вуз.

Чтобы помочь вам в усвоении учебного материала, основные понятия и термины выделены *курсивом*. Кроме того, законы, закономерности, важные выводы отмечены условным знаком — вертикальной чертой. Напечатанный мелким шрифтом (петитом) материал предназначен для расширения кругозора.

Впервые в истории преподавания курса общей биологии в учебник введен раздел, описывающий применение компьютерных методов в биологии. Диалог с компьютером потребует от вас знаний и усилий. Вначале изучите соответствующий материал в учебнике и только тогда приступайте к работе.

Успехов вам!



ВВЕДЕНИЕ

Вот уже несколько десятилетий человечество является свидетелем бурного прогресса биологии. Эта наука привлекает внимание людей самых разных специальностей. Именно от биологии ждут решения многих важнейших проблем, связанных с сохранением окружающей среды, обеспечением продовольствием, здоровьем людей.

Открытие принципиально новых явлений вызвало огромный интерес к этой науке, причем этот интерес к биологии сосредоточился главным образом на таких ее аспектах, которые прежде были достоянием только специалистов. Знания в области молекулярной биологии, генетики, экологии стали показателем общей культуры человека.

Термин *биология* (греч. bios — жизнь, logos — наука) был впервые предложен в 1802 г. выдающимся французским естествоиспытателем и эволюционистом Жаном Батистом Ламарком для обозначения науки о жизни как особом явлении природы. Современная биология представляет собой комплекс биологических наук, изучающих живую природу как особую форму движения материи, законы ее существования и развития. В настоящее время биология характеризуется высочайшей специализацией составляющих ее дисциплин и одновременно тесным их взаимодействием. Кроме классических наук биологического цикла, таких, как морфология, изучающая строение живых организмов, или физиология, исследующая функции биологических систем, и многих других наук, среди которых особенно хорошо вам знакомы ботаника, зоология, стали появляться направления исследований, использующих открытия химии, физики, математики, кибернетики. Это привело к возникновению целого ряда молодых наук, которые изучают глубинные, физико-химические основы живого. К таким перспективным направлениям можно отнести молекулярную биологию, биохимию, биофизику, генетическую инженерию, биокибернетику и другие науки.

Интеграция помогает в решении самых сложных, синтетических по своей природе проблем. В результате объединения наук произошло интенсивное обогащение биологии фактическим материалом, новыми теориями, обобщениями. Современная биология настолько сложна и разнообразна, что можно заранее предсказать нелегкий путь, который вам предстоит пройти по страницам учебника «Общая биология».

Задача данного учебного курса — курса *общей биологии* — разобраться в общих закономерностях развития живой природы, попытаться раскрыть сущность жизни, ее формы. Во введении нам хотелось бы кратко сформулировать некоторые важные для любой биологической науки общие принципиальные положения, которые иногда растворяются при изложении фактического материала.

Уровни организации живой материи. Молекулярный. Любая живая система, как бы сложно она ни была организована, состоит из биологических макромолекул: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, а также других важных органических веществ. С этого уровня начинаются разнообразные процессы жизнедеятельности организма: обмен веществ и превращение энергии, передача наследственной информации и др.

Клеточный. Клетка — структурная и функциональная единица, а также единица развития всех живых организмов, обитающих на Земле. На клеточном уровне сопрягаются передача информации и превращение веществ и энергии.

Организменный. Элементарной единицей организменного уровня служит особь, которая рассматривается в развитии — от момента зарождения до прекращения существования — как живая система. Возникают системы органов, специализированных для выполнения различных функций.

Популяционно-видовой. Совокупность организмов одного и того же вида, объединенная общим местом обитания, в которой создается популяция — надорганизменная система. В этой системе осуществляются элементарные эволюционные преобразования.

Биогеоценотический. Биогеоценоз — совокупность организмов разных видов и различной сложности организации с факторами среды их обитания. В процессе совместного исторического развития организмов разных систематических групп образуются динамичные, устойчивые сообщества.

Биосферный. Биосфера — совокупность всех биогеоценозов, система, охватывающая все явления жизни на нашей планете. На этом уровне происходит круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов. Каждый из этих уровней довольно специфичен, имеет свои закономерности, свои методы исследования. Даже можно выделить науки, ведущие свои исследования на определенном уровне организации живого. Например, на молекулярном уровне живое изучают такие науки, как молекулярная биология, биоорганическая химия, биологическая термодинамика, молекулярная генетика и т. д. Хотя уровни организации живого и выделяются, но они тесно связаны между собой и вытекают один из другого, что говорит о целостности живой природы.

Основные свойства живых организмов. Единство химического состава. В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение элементов в живом и неживом неодинаково. В живых организмах 98% химического состава приходятся на четыре элемента: углерод, кислород, азот и водород.

Обмен веществ и энергии. Важный признак живых систем — использование внешних источников энергии в виде пищи, света и др. Через живые системы проходят потоки

веществ и энергии, вот почему они *открытые*. Основу обмена веществ составляют взаимосвязанные и сбалансированные процессы *ассимиляции*, т. е. процессы синтеза веществ в организме, и *диссимиляции*, в результате которых сложные вещества и соединения распадаются на простые и выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Обмен веществ обеспечивает относительное постоянство химического состава всех частей организма.

Самовоспроизведение. Существование каждой отдельно взятой биологической системы ограничено во времени; поддержание жизни связано с самовоспроизведением. Любой вид состоит из особей, каждая из которых рано или поздно перестанет существовать, но благодаря самовоспроизведению жизнь вида не прекращается. В основе самовоспроизведения лежит образование новых молекул и структур, которое обусловлено информацией, заложенной в нуклеиновой кислоте ДНК.

Самовоспроизведение тесно связано с явлением наследственности: любое живое существо рождает себе подобных. Наследственность заключается в способности организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. Она обусловлена относительной стабильностью, т. е. постоянством строения молекул ДНК.

Изменчивость — свойство, противоположное наследственности. Оно связано с приобретением организмами новых признаков и свойств. В основе наследственной изменчивости лежат изменения биологических матриц — молекул ДНК. Изменчивость создает разнообразный материал для отбора наиболее приспособленных к конкретным условиям существования, что, в свою очередь, приводит к появлению новых форм жизни, новых видов живых организмов.

Способность к росту и развитию — свойство, присущее любому живому организму. Расти — значит увеличиваться в размерах и массе с сохранением общих черт строения. Рост сопровождается развитием. В результате развития возникает новое качественное состояние объекта. Развитие живой формы материи представлено индивидуальным и историческим развитием. На протяжении индивидуального развития постепенно и последовательно проявляются все свойства организмов. Историческое развитие сопровождается образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни. В результате исторического развития возникло все многообразие живых организмов на Земле.

Раздражимость — неотъемлемая черта, присущая всему живому; она является выражением одного из общих свойств всех тел природы — свойства отражения. Оно связано с передачей информации из внешней среды любой биологической системе (организму, органу, клетке). Это свойство выражается реакциями живых организмов на внешнее воздействие. Благодаря свойству раздражимости организмы избирательно реагируют на условия окружающей среды.

Дискретность (лат. discretus — прерывистый, состоящий из отдельных частей) — всеобщее свойство материи. Любая биологическая система (например, организм, вид, биогеоценоз) состоит из отдельных, но тем не менее взаимодействующих частей, образующих структурно-функциональное единство.

Методы биологических наук. Живые биологические системы настолько

сложны, что методы, способы и формы их исследования очень разнообразны.

Опишем главные методы исследования биологических наук.

Метод наблюдения дает возможность анализировать и описывать биологические явления. На методе наблюдения основывается *описательный метод*. Для того чтобы выяснить сущность явления, необходимо прежде всего собрать фактический материал и описать его. Собирание и описание фактов было основным приемом исследования в ранний период развития биологии, однако он не утратил значения и в настоящее время. Этот метод широко распространен в зоологии, ботанике, экологии, этологии.

Еще в XVIII в. широко распространился *сравнительный метод*, позволяющий через сопоставления изучать сходство и различие организмов и их частей. На его принципах была основана систематика, создана клеточная теория и т. д. Применение сравнительного метода в анатомии, палеонтологии, эмбриологии и других науках способствовало утверждению эволюционных представлений в биологии.

Исторический метод выясняет закономерности появления и развития организмов, становления их структуры и функции.

Экспериментальный метод связан с целенаправленным созданием ситуации, которая помогает исследователю изучать свойства и явления живой природы. Этот метод позволяет исследовать явления изолированно и добиваться их повторяемости при воспроизведении тех же условий. Эксперимент обеспечивает не только более глубокое по сравнению с другими методами проникновение в сущность явления, но и овладение последним. Блестящий экспериментатор И. П. Павлов (1849—1936) говорил: «Наблюдение собирает то, что ему предлагает природа, опыт же берет у природы то, что он хочет».

К новым методам исследования в современной биологии можно отнести *моделирование*. Оно представляет собой метод изучения какого-либо процесса или явления через воспроизведение его самого или его существенных свойств в виде модели. Образная модель может переходить в знаковую, т. е. математическую. В этом случае соотношения в модели выражены в математической форме и дальнейшее экспериментирование сводится к определенным математическим расчетам. Преимущества экспериментов на модели заключаются в том, что при моделировании могут быть воспроизведены такие крайние положения, которые подчас не могут быть воссозданы на самом объекте. Например, на основе моделирования можно выяснить последствия атомной войны для биосферы.

Умело ориентируясь в основных закономерностях развития живого, обладая большим запасом знаний, имея навыки экспериментальной работы, можно многого достичь в науке. А проблем, стоящих перед биологией, очень много, живая природа хранит еще много загадок.

Биология относится к ведущим отраслям естествознания, она служит теоретической основой для медицины, агрономии, селекции растений, животных и микроорганизмов, а также всех тех отраслей производства, которые связаны с живыми организмами.

Совершенно необходимо знание биологии для рационального использования естественных ресурсов, бережного отношения к окружающей нас природе, правильного ведения природоохранительных мероприятий.

Раздел I.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ: КЛЕТКА, ОРГАНИЗМ

Глава I. ХИМИЯ КЛЕТКИ

§ 1. Клетка: история изучения. Клеточная теория

Клетка — целостная система — Цитология — наука о клетке — История изучения клетки — Создание клеточной теории

Во введении вы познакомились с определением живого и выделили уровни его организации. Вы узнали, что клетка занимает довольно высокий уровень в иерархии живых систем. Без изучения клеточного уровня, без учета биологического поведения клетки, ее взаимодействия с внешними условиями нельзя понять живое.

Клетка — целостная система. Все живые организмы состоят из одной или многих ячеек микроскопического размера. Эти *мельчайшие структуры, способные к самовоспроизведению,* называются *клетками.*

Бактерии, некоторые водоросли, простейшие представляют собой отдельные клетки или колонии из нескольких десятков клеток. Грибы, высшие растения и животные состоят из многих миллионов и даже миллиардов клеток. Все клетки, за исключением бактериальных, построены по общему плану. Они имеют шаровидное ядро и разделены на многочисленные отсеки мембранными перегородками. Такие клетки называют *эукариотическими* (греч. eu — хорошо и caryon — ядро), а организмы, состоящие из них,— *эукариотами.* Бактериальные клетки ядра не имеют, их внутренняя организация проще, чем у эукариот, их называют *прокариотическими* (доядерными) или *прокариотами.* Средняя эукариотическая клетка имеет диаметр 25 мкм[1]. Большинство прокариот имеет размеры 1—5 мкм. В одну эукариотическую клетку могло бы поместиться более 10 тыс. бактерий. Внутри бактерии можно разместить тысячи вирусов, каждый из которых имеет диаметр от 20 до 300 нм.

История изучения клетки. История изучения клетки неразрывно связана с развитием методов исследования, в первую очередь с развитием микроскопической техники.

Первый простой микроскоп появился в конце XVI столетия. Он был построен в Голландии. Об устройстве этого увеличительного прибора известно, что он состоял из трубы, прикрепленной к подставке и имеющей два увеличительных стекла. Первый, кто понял и оценил огромное значение микроскопа, был английский физик и ботаник Роберт Гук. Он впервые применил микроскоп для

[1] 1 мм = 10^3 мкм (микрометров) = 10^6 нм (нанометров).

исследования растительных и животных тканей. Изучая срез, приготовленный из пробки и сердцевины бузины, Р. Гук заметил, что в состав их входит множество очень мелких образований, похожих по форме на ячейки пчелиных сот. Он дал им название ячейки или *клетки* (рис. 1). Термин «клетка» утвердился в биологии, хотя Р. Гук видел не собственно клетки, а оболочки растительных клеток. Все наблюдения и находки Р. Гук описал в сочинении «Микрография, или Некоторые физиологические описания мельчайших тел, сделанные посредством увеличительных стекол» (1665).

Оптический прибор приобрел значение ценного научного инструмента благодаря усовершенствованиям знаменитого голландского исследователя Антони ван Левенгука. Его микроскоп позволил увидеть живые клетки при увеличении в 270 раз.

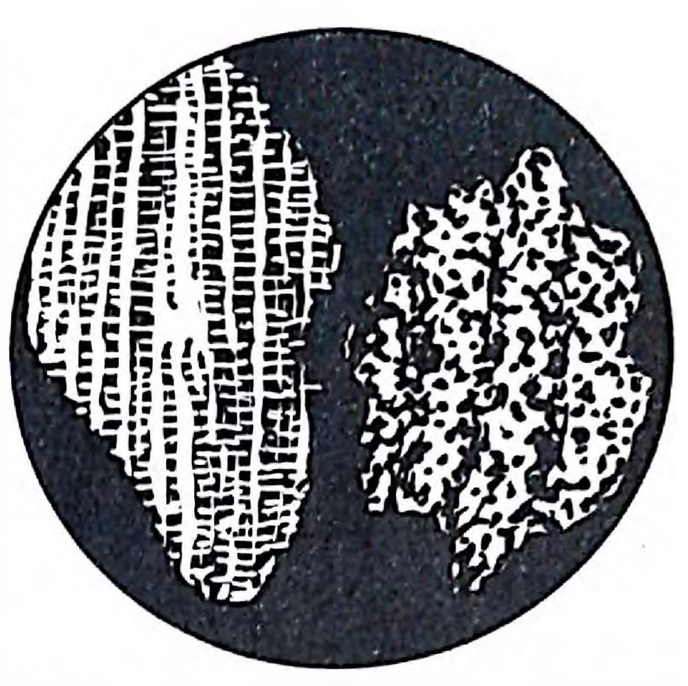


Рис. 1. Широко известный рисунок Р. Гука: микроскопическая структура тонкого среза пробковой ткани.

Небольшие полости Р. Гук назвал *клетками*

Создание клеточной теории. Несмотря на чрезвычайно важные открытия XVII — XVIII вв., вопрос о том, входят ли клетки в состав всех частей растений, а также построены ли из них не только растительные, но и животные организмы, оставался открытым. Лишь в 1838—1839 гг. вопрос этот окончательно решили немецкие ученые ботаник Маттиас Шлейден и физиолог Теодор Шванн. Они создали так называемую *клеточную теорию.* Сущность ее заключалась в окончательном признании того факта, что все организмы, как растительные, так и животные, начиная с низших и кончая самыми высокоорганизованными, состоят из простейших элементов — *клеток.*



Матиас Шлейден (1804—1881) — немецкий биолог. Основные направления научных исследований — цитология и эмбриология растений. Его научные достижения способствовали созданию клеточной теории

В работе «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений»



Теодор Шванн (1810—1882) — немецкий гистолог и физиолог. Познакомившись с работами М. Шлейдена о роли ядра в клетке и сопоставив ее данные со своими, сформулировал клеточную теорию. Это было одним из великих открытий XIX в.



Рудольф Вирхов (1821—1902) — немецкий естествоиспытатель, медик. Своей знаменитой формулой «всякая клетка из клетки» утвердил мнение о преемственности образования клеток.

(1839) Т. Шванн сформулировал основные положения клеточной теотеории:

1. Все организмы состоят из одинаковых частей — клеток; они образуются и растут по одним и тем же законам.

2. Общий принцип развития для элементарных частей организма — клеткообразование.

3. Каждая клетка в определенных границах есть индивидуум, некое самостоятельное целое. Но эти индивидуумы действуют совместно, так, что возникает гармоничное целое. Все ткани состоят из клеток.

4. Процессы, возникающие в клетках растений, могут быть сведены к следующему: 1) возникновение новых клеток; 2) увеличение в размерах клеток; 3) превращение клеточного содержимого и утолщение клеточной стенки.

М. Шлейден и Т. Шванн ошибочно считали, что клетки в организме возникают путем новообразования из первичного неклеточного вещества. Это представление было опровергнуто выдающимся немецким ученым Р у д о л ь ф о м В и р х о в о м. Он сформулировал (в 1859 г.) одно из важнейших положений клеточной теории: «Всякая клетка происходит из другой клетки... Там, где возникает клетка, ей должна предшествовать клетка, подобно тому, как животное происходит только от животного, растение — только от растения».

Благодаря созданию клеточной теории стало понятно, что клетка — это важнейшая составляющая часть всех живых организмов. Она их главный компонент в морфологическом отношении, так как именно из клеток состоят ткани и органы. Поскольку развитие всегда начинается с отдельной исходной клетки, то можно сказать, что она представляет

собой эмбриональную основу многоклеточного организма. Клетки — основа многоклеточных организмов и в физиологическом отношении, так как является исходной единицей функциональной активности его органов и тканей. Надо, однако, помнить, что жизнь простейшего одноклеточного организма богаче и разнообразнее самой сложной и относительно самостоятельной клетки многоклеточного организма, хотя некоторая аналогия функциональной деятельности имеется. *Клетка — сложная, целостная система, образованная из взаимодействующих компонентов.*

В качестве единого целого клетка реагирует и на воздействие внешней среды. При этом одна из ее особенностей как целостной системы — обратимость некоторых происходящих в ней процессов. Например, после того как клетка отреагировала на внешние воздействия, она возвращается к исходному состоянию. Клетка выполняет функцию связи между индивидуумом и видом, поскольку в ней сосредоточена наследственная информация, обеспечивающая сохранность вида и разнообразие его особей.

С введением в цитологию современных физических и химических методов исследования, таких, как изотопное мечение живых клеток, дифференциальное центрифугирование, позволяющее разделять клетку на составные части, стало возможным изучить структуру и функционирование различных компонентов клетки (рис. 2).

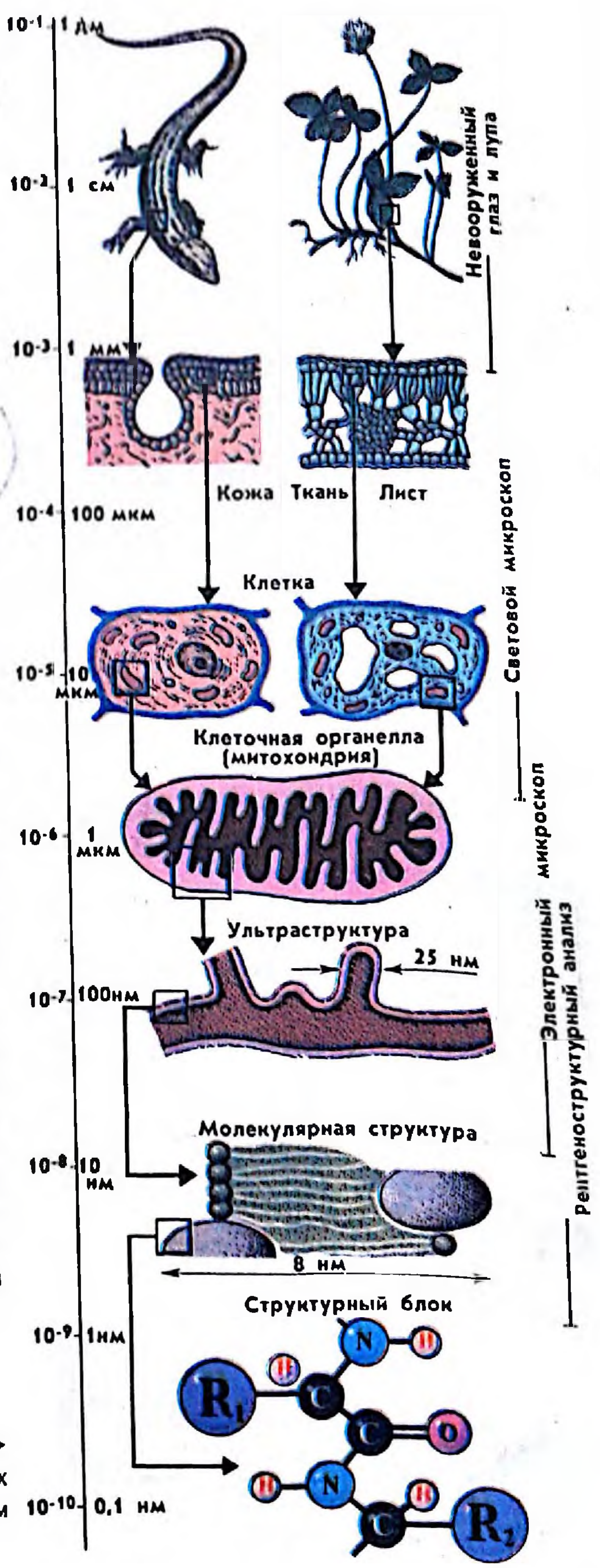


Рис. 2. Изучение уровней организации живых организмов идет параллельно с развитием микроскопической техники

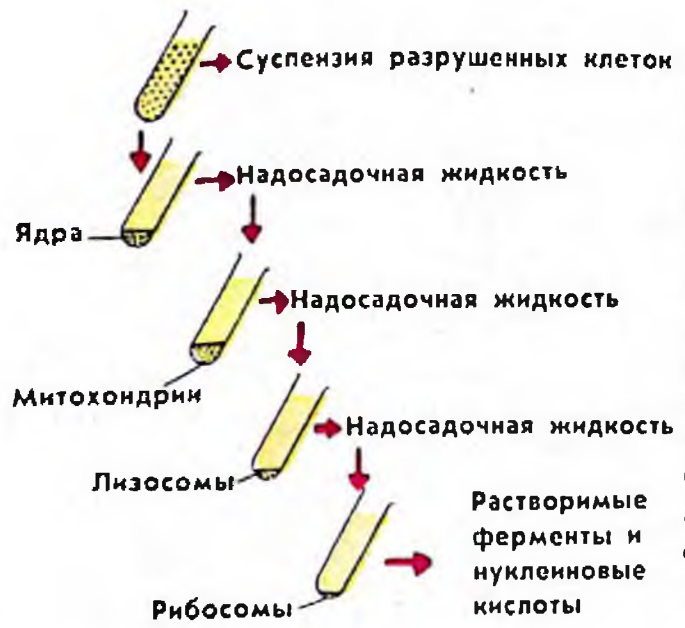


Рис. 3. Схема фракционирования клетки на ее основные части методом дифференциального центрифугирования.

Дальнейшее разделение растворимых ферментов, ДНК и РНК можно произвести методом электрофореза

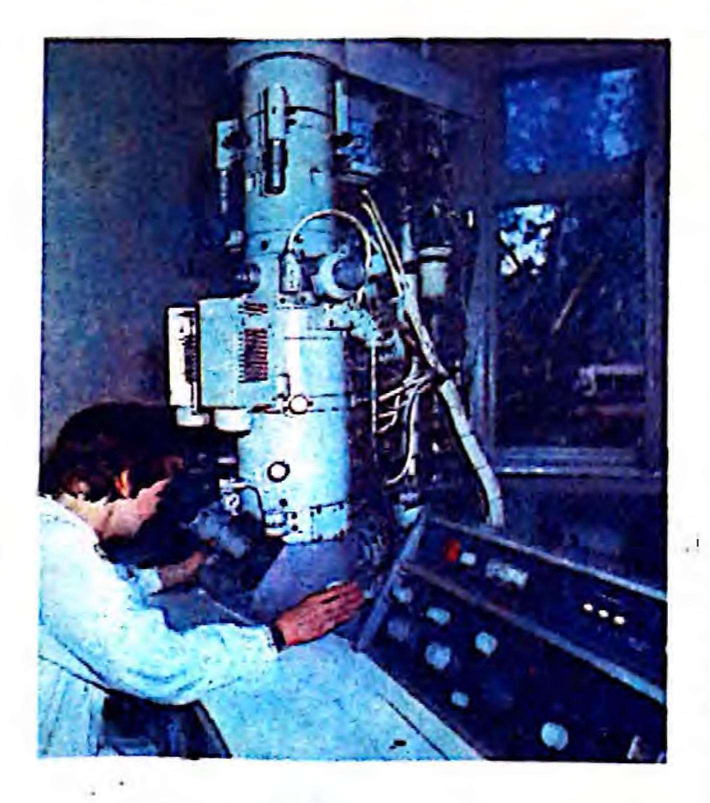


Рис. 4. Электронный микроскоп

Метод дифференциального центрифугирования. Для того чтобы изучить состав и функции тех или иных клеток, применяют метод дифференциального центрифугирования. Он основан на том, что различные клеточные органеллы и включения имеют различную плотность. При очень быстром вращении в специальном приборе — ультрацентрифуге — органеллы тонко измельченных клеток выпадают в осадок из раствора, располагаясь слоями в соответствии со своей плотностью: более плотные компоненты осаждаются при более низких скоростях центрифугирования, а менее плотные — при более высоких скоростях. Эти слои разделяют и изучают отдельно (рис. 3).

Метод меченых атомов. Метод меченых атомов применяется при изучении биохимических процессов, происходящих в живых клетках. Чтобы проследить за превращениями какого-либо вещества, в него вводят радиоактивную метку, т. е. заменяют в его молекуле один из атомов соответствующим радиоактивным изотопом (^{3}H, ^{32}P, ^{14}C).

Как известно, по химическим свойствам изотопы одного и того же элемента не отличаются друг от друга, но зато радиоактивный изотоп сигнализирует о своем местонахождении радиоактивным излучением. Это позволяет проследить за определенным химическим веществом, установить последовательность этапов его химических превращений, продолжительность их во времени, зависимость от условий и т. д.

Изобретенный в 30-х годах XX в. электронный микроскоп, дающий увеличение до 10^6 раз, позволяет увидеть взаимное расположение компонентов клеток (рис. 4). Было выявлено удивительное сходство в тонком строении клеток разных организмов. Все клетки покрыты оболочкой — *плазматической мембраной*. Эукариотические клетки содержат ядро — информационный центр, в котором находятся хромосомы. Количество и форма хромосом у каждого

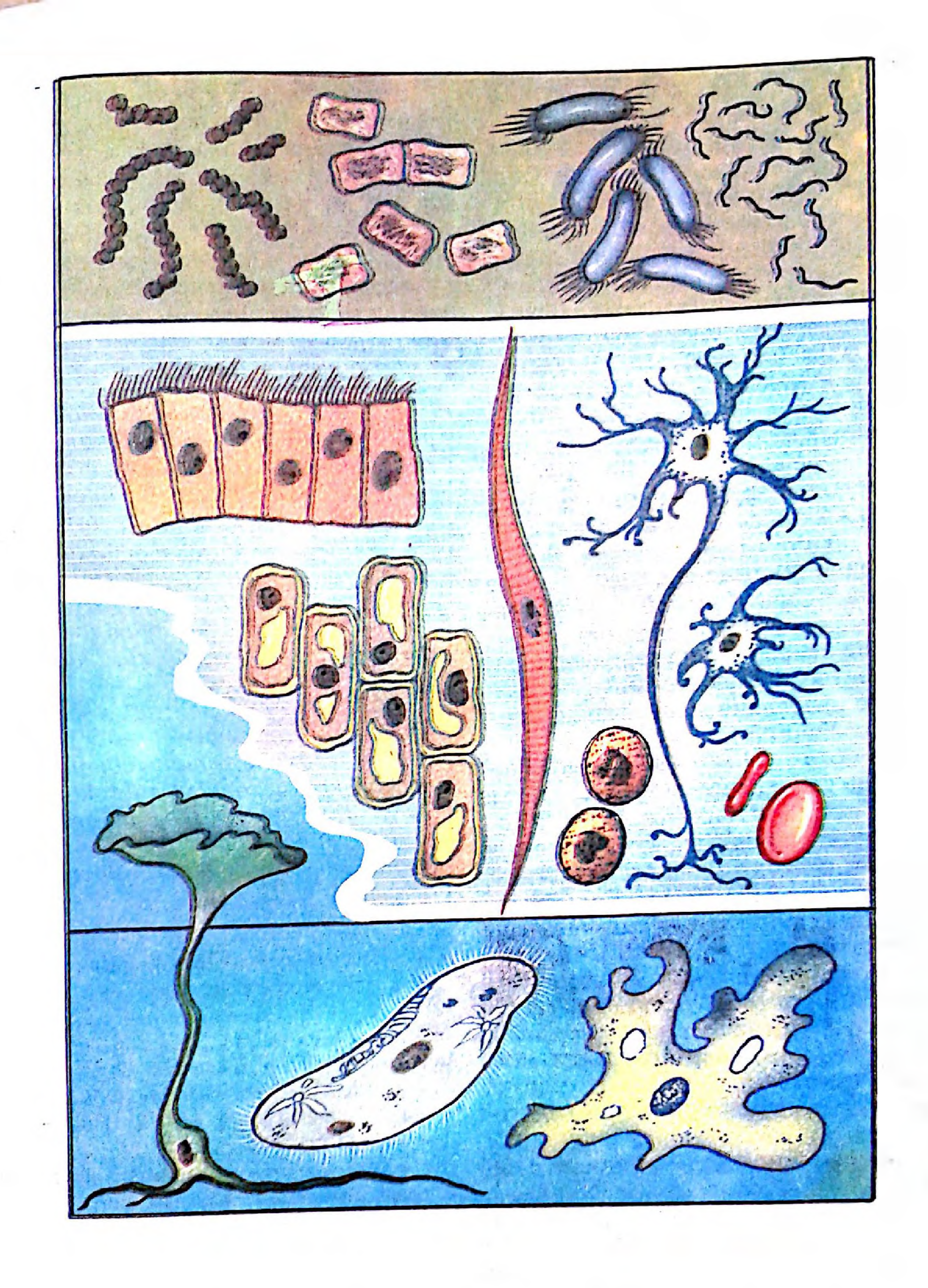


Рис. 5. Различные формы клеток одноклеточных и многоклеточных организмов, зависящие от выполняемых ими функций

вида организмов строго специфичны. В них записана наследственная (генетическая) информация обо всех структурах и функциях отдельной клетки и всего организма в целом. Ядерная оболочка отделяет генетический материал от остальной части клетки — *цитоплазмы*. Цитоплазма представляет собой вязкую жидкость. В нее погружены *органеллы* — внутриклеточные структуры, имеющие определенную форму и выполняющие специфические функции. Некоторые органеллы являются «фабриками» по созданию веществ, необходимых самой клетке, другие работают «на экспорт». Есть органеллы, выполняющие функции мусорщиков,— в них разрушаются соединения, не нужные клетке в данный момент. «Энергетические» органеллы трансформируют один вид энергии в другой, необходимый клетке, например энергию солнечного излучения в энергию химических связей.

Несмотря на принципиальное сходство внутренних структур, клетки могут очень сильно отличаться по размеру и форме. Так, одна из самых крупных клеток — яйцеклетка страуса имеет диаметр 10 см. А малярийный плазмодий, устроенный не проще яйцеклетки, столь мал (5 мкм), что паразитирует внутри эритроцитов человека. Эритроциты имеют дисковидную двояковогнутую форму и могут легко проходить по самым мелким капиллярам. Нервные клетки имеют причудливую форму с многочисленными отростками, некоторые из них могут быть длиннее 1 м (рис. 5).

Клетки объединяет способность к обмену веществ и энергии, росту, развитию, размножению, к реакции на раздражения из внешней среды. Иначе говоря, они обладают всеми признаками и свойствами, необходимыми для поддержания жизни.

Основные положения клеточной теории на современном уровне развития биологии можно сформулировать следующим образом:

— *Клетка — элементарная живая система, основа строения, жизнедеятельности, размножения и индивидуального развития прокариот и эукариот. Вне клетки жизни нет.*

— *Новые клетки возникают только путем деления ранее существовавших клеток.*

— *Клетки всех организмов сходны по строению и химическому составу.*

— *Рост и развитие многоклеточного организма — следствие роста и размножения одной или нескольких исходных клеток.*

— *Клеточное строение организмов — свидетельство того, что все живое имеет единое происхождение.*

?

1. Как вы думаете, какие преимущества дает клеточное строение живым организмам?

2. С чем связана параллельность в эволюции микроскопической техники и уровня цитологических исследований?

3. Какие основные положения клеточной теории Т. Шванна получили дальнейшее развитие в современной биологии?

4. Какой вклад сделала клеточная теория в понимание научной картины мира?

§ 2. Особенности химического состава клетки. Неорганические вещества

Химические элементы клетки — Особенности химического состава живого — Ионы в клетке и организме — Содержание химических соединений в клетке — Роль воды в живой системе

Клетки сходны не только по строению, но и по химическому составу. Клетки всех живых организмов содержат хотя и неодинаковые, но сходные вещества в близких количествах. Сходство в строении и химическом составе у разных клеток свидетельствует о единстве их происхождения.

Химические элементы клетки. В составе клетки обнаруживают более 80 химических элементов, при этом каких-либо специальных элементов, которые характерны только для живых организмов, не обнаружено.

Содержание некоторых химических элементов в клетке (в % на сухую массу):

Кислород	65—75
Углерод	15—18
Водород	8—10
Магний	0,02—0,03
Натрий	0,02—0,03
Кальций	0,04—2,00
Азот	1,5—3,0
Калий	0,15—0,4
Сера	0,15—0,2
Фосфор	0,20—1,00
Хлор	0,05—0,10
Железо	0,01—0,015
Цинк	0,0003
Медь	0,0002
Иод	0,0001
Фтор	0,0001

Однако только в отношении 27 элементов известно, что они выполняют определенные функции. Остальные 53 элемента, вероятно, попадают в организм с водой, пищей, воздухом и не участвуют в жизнедеятельности.

По содержанию элементы, входящие в состав клетки, можно разделить на три группы.

1. Макроэлементы. Они составляют основную массу вещества клетки. На их долю приходится около 99% всей массы клетки. Особенно высока концентрация четырех элементов: кислорода, углерода, азота и водорода (98% всех макроэлементов). К макроэлементам относят также элементы, содержание которых в клетке исчисляется десятыми и сотыми долями процента. Это, например, такие элементы, как калий, магний, натрий, кальций, железо, сера, фосфор, хлор.

2. Микроэлементы. К ним относятся преимущественно ионы тяжелых металлов, входящие в состав ферментов, гармонов и других жизненно важных веществ. В организме эти элементы содержатся в очень небольших количествах: от 0,001 до 0,000001%; в числе таких элементов бор, кобальт, медь, молибден, цинк, ванадий, иод, бром и др.

3. Ультрамикроэлементы. Концентрация их не превышает 0,000001%. Физиологическая роль большинства этих элементов в организмах растений, животных и в клетках бактерий пока не установлена. К ним относятся уран, радий, золото, ртуть, бериллий, цезий, селен и другие редкие элементы.

Особенности химического состава клетки. Обнаружено, что некоторые

организмы — интенсивные накопители определенных элементов. Так, ряд морских водорослей накапливает иод, лютики накапливают литий, ряска — радий, диатомовые водоросли и злаки — кремний, моллюски и ракообразные — медь, позвоночные — железо, некоторые бактерии — марганец и т. д. Элементарный состав организмов и химический состав окружающей среды всегда существенно отличаются. Например, кремния в почве около 33%, а в растениях лишь 0,15%, кислорода в почве около 49%, а в растениях 70% и т. д. Это указывает на избирательную способность организмов использовать только определенные химические элементы, необходимые для построения и жизнедеятельности клеток. *Химические элементы, которые входят в состав клеток и выполняют биологические функции, называют биогенными.*

Все химические элементы участвуют в построении организма в виде ионов либо в составе тех или иных соединений. Например, углерод, водород и кислород входят в состав углеводов и жиров. В составе белков к ним добавляются азот и сера, в составе нуклеиновых кислот — азот и фосфор; железо участвует в построении молекулы гемоглобина; магний находится в составе хлорофилла; медь обнаружена в некоторых окислительных ферментах; иод содержится в составе молекулы тироксина (гормона щитовидной железы); натрий и калий обеспечивают электрический заряд на мембранах нервных клеток и нервных волокон; цинк входит в молекулу гормона поджелудочной железы — инсулина; кобальт находится в составе витамина B_{12}.

Ионы в клетке и организме. Многие элементы в клетке содержатся в виде ионов. Из катионов важны K^+, Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, а из анионов $H_2PO_4^-$, Cl^- и HCO_3^-. Содержание катионов и анионов в клетке обычно значительно отличается от содержания их в среде обитания клетки. В частности, концентрация K^+ внутри клетки очень высокая, а Na^+ — низкая. Напротив, в окружающей клетку среде (крови, морской воде) очень мало K^+ и довольно высока концентрация Na^+. Например, в мышечных клетках содержание K^+ в 30 раз выше, чем в крови, и наоборот, содержание Na^+ в 10 раз ниже, чем в окружающей среде. Пока клетка жива, эти различия в концентрации K^+ и Na^+ между клеткой и межклеточной средой стойко удерживаются. От концентрации солей внутри клетки зависят буферные свойства цитоплазмы. *Буферностью называют способность клетки сохранять определенную концентрацию водородных ионов* (pH). В клетке поддерживается слабощелочная реакция (pH 7,2).

Имеющиеся в организме нерастворимые минеральные соли, например фосфат кальция, входят в состав межклеточного вещества костной ткани, в раковины моллюсков, обеспечивая прочность этих образований.

Содержание химических соединений в клетке. Среди веществ клетки на первом месте по массе стоит вода. Содержание воды в разных клетках отличается, в большинстве случаев вода составляет более 2/3 массы клетки.

Содержание в клетке химических соединений (в % на сырую массу):

Вода	75—85
Белки	10—20
Жиры	1—5
Углеводы	0,2—2,0

Нуклеиновые кислоты	1—2
Низкомолекулярные органические вещества	0,1—0,5
Неорганические вещества	1,0—1,5

Высокое содержание воды в клетке — важнейшее условие ее деятельности. При потере большей части воды многие организмы гибнут, а ряд одноклеточных и даже многоклеточных организмов временно утрачивает все признаки жизни. Такое состояние называется *анабиозом*. После увлажнения клетки пробуждаются и становятся вновь активными.

Роль воды в живой системе — клетке. Из курса химии знаем, что молекула воды электронейтральна. Но электрический заряд внутри молекулы распределен неравномерно: в области атомов водорода (точнее, протонов) преобладает положительный заряд, в области, где расположен кислород, выше плотность отрицательного заряда. Следовательно, частица воды — это диполь. Дипольным свойством молекулы воды объясняется способность ее ориентироваться в электрическом поле, присоединяться к различным молекулам и участкам молекул, несущим заряд. В результате этого образуются гидраты.

Способностью воды образовывать гидраты обусловлены ее универсальные растворяющие свойства. Если энергия притяжения молекул воды к молекулам какого-либо вещества больше, чем энергия притяжения между молекулами воды, то вещество растворяется. В зависимости от этого различают *гидрофильные* (греч. hydrós — вода и philéo — люблю) вещества, хорошо растворимые в воде (например, соли, щелочи, кислоты и др.), и *гидрофобные* (греч. hydrós — вода и phóbos — боязнь) вещества, трудно или вовсе не растворимые в воде (жиры, жироподобные вещества, каучук и др.). В состав клеточных мембран входят жироподобные вещества, ограничивающие переход из наружной среды в клетки и обратно, а также из одних частей клетки в другие.

Большинство реакций, протекающих в клетке, могут идти только в водном растворе. Вода — непосредственный участник многих реакций. Например, расщепление белков, углеводов и других веществ происходит в результате катализируемого ферментами взаимодействия их с водой. Такие реакции называются *реакциями гидролиза* (греч. hydrós — вода и lýsis — расщепление).

Вода имеет высокую теплоемкость и одновременно относительно высокую для жидкостей теплопроводность. Эти свойства делают воду идеальной жидкостью для поддержания теплового равновесия клетки и организма. Вода — основная среда для протекания биохимических реакций клетки. Она источник кислорода, выделяемого при фотосинтезе, и водорода, который используется для восстановления продуктов ассимиляции углекислого газа. И наконец, вода — основное средство передвижения веществ в организме (ток крови и лимфы, восходящие и нисходящие токи растворов по сосудам у растений) и в клетке.

Не все соединения, содержащиеся в клетке, специфичны для живой природы. Такие вещества, как вода или соли, широко распространены и вне живого. Но в организмах и продуктах их жизнедеятельности уже давно обнаружили большое число углеродсодержащих веществ, характерных только для живых клеток и организмов, поэтому получивших название *органических веществ.*

?

1. Пользуясь учебником и дополнительной литературой, заполните таблицу:

Макро-, микро- и ультрамикроэлементы	Участие в образовании биологически важных органических соединений	Роль в процессах жизнедеятельности

2. Как влияет недостаток какого-либо нужного элемента в клетке и организме на их жизнедеятельность? В чем это может проявиться? Приведите примеры.

3. Вспомните курс неорганической химии. Каким образом структура воды определяет ее свойства как растворителя? Как связать ее строение с физическими и химическими свойствами и биологическими функциями?

§ 3. Органические соединения. Белки

Биополимеры — Строение белковой молекулы — Уровни организации белковой молекулы

В составе клеток содержится множество органических соединений. Рассмотрим наиболее важные группы, которые определяют основные свойства клетки и организма. Это такие органические вещества, как белки, углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты, отдельные нуклеотиды, в частности АТФ.

Биополимеры. Многие органические соединения, входящие в состав клетки, характеризуются большим размером молекул. Ввиду этого их называют *макромолекулами* (греч. mácros — большой). Такие молекулы обычно состоят из повторяющихся сходных по структуре низкомолекулярных соединений, ковалентно связанных между собой. Эти соединения получили название *мономеров* (греч. mónos — один). Образованная мономерами макромолекула называется *полимером* (греч. póly — много). Большинство природных полимеров построены из одинаковых мономеров, такие полимеры называют *регулярными*. Например, если мономер обозначить буквой А, то такой полимер будет выглядеть как последовательность одинаковых букв А—А—А—А—А...А. Полимеры, в которых нет определенной закономерности в последовательности мономеров, называют *нерегулярными* (А—Б—В—Б—А—В...).

Оказалось, что перестановка и новые сочетания нескольких типов мономеров в длинных полимерных цепях обеспечивают построение множества их вариантов и определяют различные свойства макромолекул. Особенно отчетливо это видно на примере таких органических веществ, как нуклеиновые кислоты и белки.

После удаления воды из клетки в сухом остатке на первом месте по содержанию стоят белки. Они составляют 10—20% от сырой массы и 50—80% от сухой массы клетки. Белки называют также *протеинами* (греч. prótos — первый, главный). Этим названием хотели подчеркнуть первостепенное значение белков для жизненного процесса.

Строение белковой молекулы. *Белки — это нерегулярные полимеры, мономерами которых являются аминокислоты.* В состав большинства белков входят 20 разных аминокислот (рис. 6). В каждой из них содержатся одинаковые группировки атомов: аминогруппа $—NH_2$ и карбоксильная группа —СООН. Участки молекул, лежащие вне амино- и карбоксильной групп, которыми отличаются аминокислоты, называют *радикала-*

ми (R). В клетке находятся свободные аминокислоты, составляющие аминокислотный фонд, за счет которого происходит синтез новых белков. Этот фонд пополняется аминокислотами, постоянно поступающими в клетку вследствие расщепления белков пищи пищеварительными ферментами или собственных запасных белков.

Соединение аминокислот происходит через общие для них группировки: аминогруппа одной аминокислоты соединяется с карбоксильной группой другой аминокислоты, при соединении их выделяется молекула воды. Между соединившимися аминокислотами возникает связь

$$-\underset{\underset{O}{\|}}{C}-\underset{\underset{H}{|}}{N}- ,$$

называемая *пептидной*, а образовавшееся соединение нескольких аминокислот называют *пептидом*. Соединение из большого числа аминокислот называют *полипептидом*. Белок может представлять собой один или несколько полипептидов.

Для установления структуры белка прежде всего нужно знать, какие из 20 аминокислот входят в его состав. Оказалось, что такие белки, как казеин молока, миозин мышц, альбумин яйца, содержат набор всех 20 аминокислот, в белке-ферменте рибонуклеазе их 19, в инсулине — 18, а в сальмине (белок из молок рыб) — всего 7. В состав большинства белков входит 300—500 аминокислотных остатков, но есть и более крупные белки, состоящие из 1500 и более аминокислот.

Белки различаются и составом аминокислот, и числом аминокислотных звеньев, и особенно порядком чередования их в полипептидной цепи. Расчет показывает, что для белка, построенного из 20 различных аминокислот, содержащего в цепи 100 аминокислотных остатков, число возможных вариантов может составлять 10^{130}. Многие молекулы белков велики и по длине, и по молекулярной массе. Так, молекулярная масса инсулина — 5700, белка-фермента рибонуклеазы — 12 700, яичного альбумина — 36 000, гемоглобина — 65 000.

Огромное разнообразие в строении белков обеспечивает им выполнение множества функций. Если учесть, что размер каждой аминокислоты около 0,3 нм, то белок, составленный из многих аминокислотных остатков, должен представлять собой длинную нить. Но, как показало изучение свойств белков в растворах, макромолекула белка имеет форму компактных шаров (глобул) или вытянутых структур — фибрилл. Отсюда следует вывод, что полипептидная нить каким-то образом сплетена и образует клубок или пучок нитей.

Исследования показали, что в укладке пептидной нити нет ничего случайного или хаотичного. Она свертывается упорядоченно, для каждого белка определенным образом.

Уровни организации белковой молекулы. Для того чтобы разобраться в замысловатой укладке (архитектонике) белковой макромолекулы, следует рассмотреть в ней несколько уровней организации. *Первичной*, самой простой структурой является *полипептидная цепь*, т. е. нить аминокислот, связанных между собой пептидными связями. В первичной структуре все связи между аминокислотами являются ковалентными и, следовательно, прочными (рис. 7).

Следующий, более высокий уровень организации — это *вторичная структура*, когда белковая нить закручена в виде спирали. Между

R_1 — Глицин (гли)

R_2 — Аланин (ала)

R_3 — Валин (вал)

R_4 — Лейцин (лей)

R_5 — Изолейцин (илей)

R_6 — Серин (сер)

R_7 — Треонин (тре)

R_8 — Тирозин (тир)

R_9 — Фенилаланин (фен)

R_{10} — Триптофан (три)

R_{11} — Аспарагиновая кислота (асп)

R_{12} — Глутаминовая кислота (глу)

R_{13} — Лизин (лиз)

R_{14} — Аргинин (арг)

R15

Гистидин (гис)

R16

Аспарагин (асп)

R17

Глутамин (глу)

R18

Цистеин (цис)

R19

Метионин (мет)

R20

Пролин (пр

группами —COOH, находящимися на одном витке спирали, и группами —NH_2 на другом витке образуются водородные связи. Они возникают на основе водорода, чаще всего находящегося между двумя отрицательными атомами (см. рис. 7).

Водородные связи слабее ковалентных, но при большом их числе обеспечивают образование достаточно прочной структуры. Нить аминокислот (полипептид) далее свертывается, образуя клубок, или фибриллу, для каждого белка специфичную. Таким образом, возникает сложная конфигурация, называемая *третичной структурой*. Определение ее производят обычно с помощью рентгеноструктурного анализа, который позволяет установить положение в пространстве атомов и групп атомов в кристаллах и сложных соединениях.

Метод рентгеноструктурного анализа. Рентгеноструктурный анализ основан на явлении рассеивания (дифракции) рентгеновых лучей при прохождении их через кристалл. Чтобы выявить структуру какого-либо вещества, необходимо получить его в кристаллической форме, так как для каждого кристалла характерно регулярное расположение атомов во всех трех измерениях. Если в определенных направлениях провести через кристалл прямые линии, то одинаковые атомы будут повторяться на них периодически, с одинаковыми интервалами (рис. 8).

Когда пучок рентгеновых лучей проходит через кристалл, эти параллельные плоскости действуют как система зеркал, расположенных под разными углами — они отражают часть лучей в разных направлениях. Если позади кристалла поместить фотопластинку, то на ней

◀ Рис. 6. Примеры строения аминокислот — мономеров белковых молекул.

Цветом выделены радикалы, обеспечивающие их разнообразие

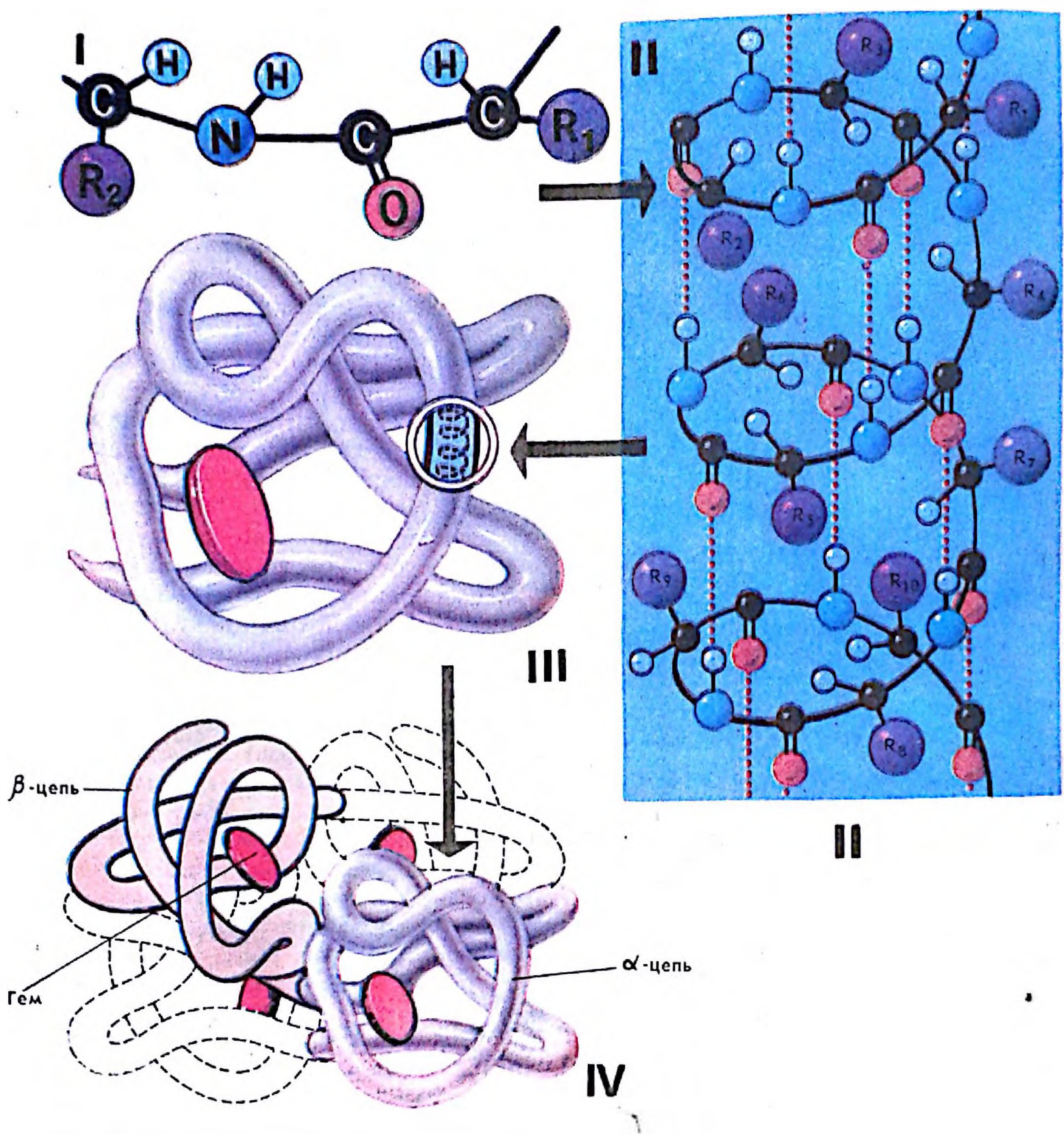


Рис. 7. Схема строения белковой молекулы:
I, II, III, IV — первичная, вторичная, третичная, четвертичная структуры

появится интенсивное центральное пятно от прямого луча, окруженное множеством мелких пятен, соответствующих отражениям от различных групп параллельных плоскостей кристалла (рис. 9). Измерив положение и интенсивность каждого пятна, можно определить структуру молекулы.

Связи, поддерживающие третичную структуру белка, также слабые. Они возникают, в частности, вследствие гидрофобных взаимодействий. Это силы притяжения между неполярными молекулами или между неполярными участками молекул в водной

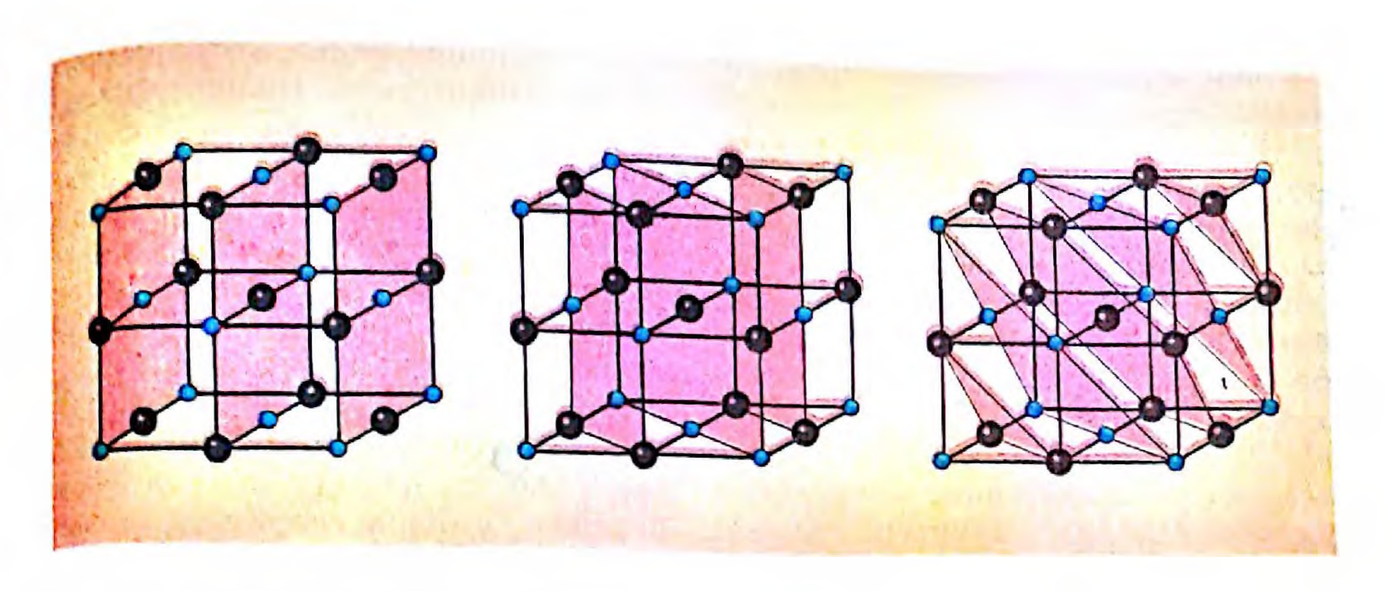


Рис. 8. Расположение атомов в кристалле.
Регулярно повторяющиеся атомы образуют несколько систем параллельных плоскостей (выявлено методом рентгеноструктурного анализа)

среде. Гидрофобные остатки некоторых аминокислот в водном растворе сближаются, «слипаются» и стабилизируют, таким образом, структуру белка. Кроме гидрофобных сил, в поддержании третичной структуры белка существенную роль играют электростатические связи между электроотрицательными и электроположительными радикалами аминокислотных остатков. Третичная структура поддерживается также небольшим числом ковалентных дисульфидных —S—S-связей, возникающих между атомами серы серусодержащих аминокислот.

Надо сказать, что и третичная структура белка не является конечной. К макромолекуле белка нередко оказываются присоединенными макромолекулы такого же белка или молекулы иных белков. Например, сложная молекула гемоглобина — белка, находящегося в эритроцитах, состоит из четырех макромолекул глобинов: двух α-цепей и двух β-цепей, каждая из которых соединена с железосодержащим гемом. В результате их объединения образуется функционирующая молекула гемоглобина (см. рис. 7). Только в такой упаковке гемоглобин работает полноценно, т. е. способен переносить кислород.

Благодаря соединению нескольких молекул белков между собой образуется *четвертичная структура* (см. рис. 7). Если пептидные цепи уложены в виде клубка, то такие белки называются *глобулярными*. Если полипептидные цепи уложены

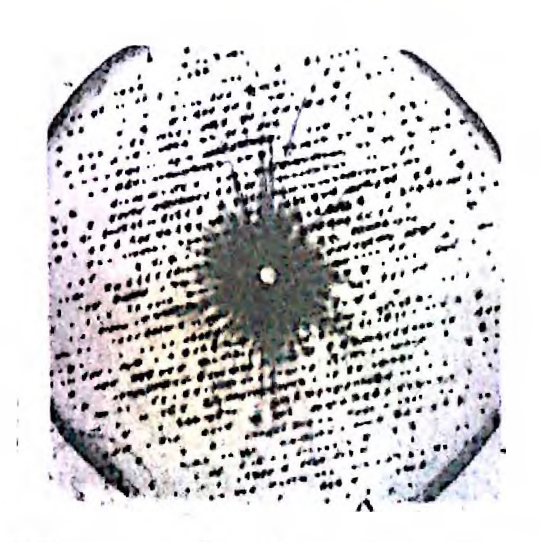


Рис. 9. Распределение пятен, образующихся на фотопленке при прохождении рентгеновых лучей через кристалл белка миоглобина (метод рентгеноструктурного анализа)

в пучки нитей, они носят название *фибриллярных белков.*

Начиная со вторичной структуры пространственное устройство (конформация) макромолекул белка, как мы выяснили, поддерживается в основном слабыми химическими связями. Под влиянием внешних факторов (изменение температуры, солевого состава среды, pH, под действием радиации и иных факторов) слабые связи, стабилизирующие макромолекулу, рвутся, и структура белка, а следовательно, и его свойства изменяются. Этот процесс называется *денатурацией.*

Разрыв части слабых связей, изменения конформации и свойств белка происходят и под действием физиологических факторов (например, под действием гормонов). Таким образом регулируются свойства белков: ферментов, рецепторов, транспортеров. Эти изменения структуры белка обычно легкообратимы. Разрыв большого числа слабых связей ведет к денатурации белка, которая может быть необратимой (например, свертывание яичного белка при кипячении яиц). Иногда и денатурация белка имеет биологический смысл. Например, паук выделяет капельку секрета и приклеивает ее к какой-нибудь опоре. Затем, продолжая выделять секрет, он слегка натягивает ниточку, и этого слабого натяжения оказывается достаточно, чтобы белок денатурировался, из растворимой формы перешел в нерастворимую, и нить приобрела прочность.

?

1. Приведите примеры регулярных и нерегулярных полимеров из числа известных вам органических молекул.

2. Как по молекулярной массе определить число аминокислот в белке? От чего зависит возможная погрешность этой оценки?

3. Сколько может существовать вариантов полипептидных цепей, включающих 20 аминокислот и состоящих из 50 аминокислотных остатков; из 200 остатков?

§ 4. Биологические функции белков

Белки-ферменты — Белки-регуляторы физиологических процессов — Белки-транспортеры — Белки — средства защиты организма — Двигательная функция — Строительная функция — Энергетическая функция

Белки-ферменты. В каждой живой клетке непрерывно происходят сотни биохимических реакций. В ходе этих реакций идут распад и окисление поступающих извне питательных веществ. Клетка использует энергию, полученную вследствие окисления питательных веществ; продукты их расщепления служат для синтеза необходимых клетке органических соединений. Быстрое протекание таких биохимических реакций обеспечивают катализаторы (ускорители реакций) — *ферменты* (рис. 10).

Почти все ферменты являются белками (но не все белки — ферменты!). В последние годы стало известно, что некоторые молекулы РНК имеют свойства ферментов. Представление о том, что ферменты — белки, утвердилось не сразу. Для этого нужно было научиться выделять их в высокоочищенной кристаллической форме. Впервые фермент в такой форме выделил в 1926 г. Дж. Самнер. Этим ферментом была уреаза, которая катализирует расщепление мочеви-

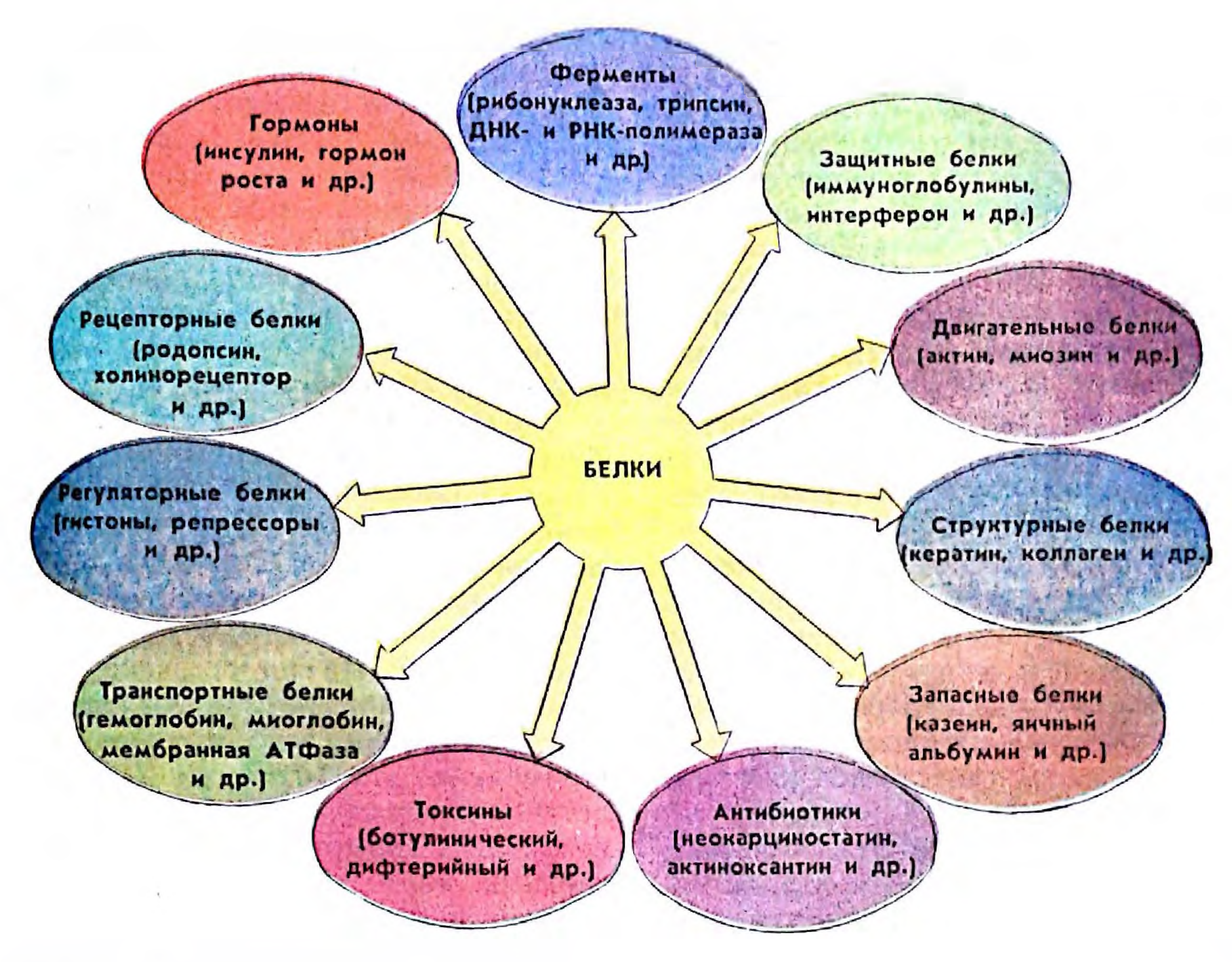


Рис. 10. Биологические функции белков

ны. Потребовалось еще около 10 лет, в течение которых было получено еще несколько ферментов в кристаллической форме, чтобы представление о белковой природе ферментов стало доказанным и получило всеобщее признание.

Для названия большинства ферментов характерен суффикс *-аза*, который чаще всего прибавляют к названию субстрата, с которым взаимодействует фермент. Так, уреаза (лат. urea — мочевина) — фермент, который катализирует расщепление мочевины; глюкозо-6-фосфатаза катализирует отщепление фосфата от глюкозо-6-фосфата.

Каждый фермент обеспечивает одну или несколько реакций одного типа. Например, жиры в пищеварительном тракте (а также внутри клетки) расщепляются специальным ферментом — липазой, который не действует на полисахариды (крахмал, гликоген) или на белки. В свою очередь, фермент, расщепляющий крахмал или гликоген,— амилаза не действует на жиры. Каждая молекула фермента способна осуществлять от нескольких тысяч до нескольких миллионов операций в минуту. В ходе этих операций ферментный белок не расходуется. Он соединяется с реагирующими веществами, ускоряет их превращения и выходит из реакции неизменным.

Известно более 2 тыс. ферментов, и количество их продолжает увеличиваться. Все ферменты условно разделены на шесть групп по характеру

реакций, которые они катализируют. Так, трансферазы катализируют перенос химических групп с одной молекулы на другую; оксидоредуктазы обеспечивают перенос электронов (при этом происходит окисление одного субстрата и восстановление другого).

Процесс расщепления или синтеза любого вещества в клетке, как правило, разделен на ряд химических операций. Каждую операцию выполняет отдельный фермент. Группы таких ферментов составляют своего рода биохимический конвейер.

Каждый фермент представляет собой своеобразную молекулярную машину. Благодаря определенной пространственной структуре молекулы ферментного белка и определенному расположению аминокислот в этом белке фермент узнает свой субстрат, присоединяет его и ускоряет его превращение. Однако этим не исчерпываются свойства фермента. В белковых молекулах большинства ферментов есть участки, которые узнают еще и конечный продукт, «сходящий» с биохимического полиферментного конвейера. Если такого продукта слишком много, то активность самого начального фермента тормозится им, и наоборот, если продукта мало, то фермент активируется. Так регулируется множество биохимических процессов. Это обратные связи, которые обеспечивают саморегуляцию. Такие принципы лежат в основе современной техники, в создании автоматических устройств. Подобные же принципы используются во многих природных механизмах, в живой клетке.

Белки — регуляторы физиологических процессов. Известно, что в специальных клетках животных и растений производятся регуляторы физиологических процессов — *гормоны.* Многие гормоны — белки. К ним, например, относятся все гормоны, производимые в особых клетках мозга, находящихся в гипоталамической части его и в гипофизе. Это гормон роста, адренокортикотропный гормон (АКТГ), тиреотропный гормон (ТТГ) и другие гормоны гипофиза, а также либерины и статины гипоталамуса, усиливающие или подавляющие синтез и выход в кровь гормонов гипофиза.

Успехи в химическом синтезе белков и особенно успехи в области генной инженерии привели к тому, что многие из числа этих гормонов производят уже в больших количествах, как исключительно важные лекарственные средства. Так, синтез участка ДНК — гена человека, который ответствен за синтез гормона роста, обеспечил его производство. Применение этого гормона в лечении детей, у которых задержан рост из-за недостатка гормона роста, обеспечивает их нормальное развитие. Без такого лечения они остались бы лилипутами. Белками являются и гормоны, производящиеся в специальных клетках поджелудочной железы,— инсулин и глюкагон. При недостатке инсулина у человека развивается сахарный диабет. Из-за недостатка этого гормона глюкоза из крови плохо переносится в клетки. Клетки человеческого тела при этом голодают, хотя в крови накапливается большой избыток глюкозы. Для лечения таких больных получают инсулин из поджелудочной железы животных. Поскольку строение бычьего инсулина несколько отличается по первичной структуре (по последовательности аминокислот) от человеческого гормона, то не все больные переносят его. Синтез человеческого инсулина генно-инженерными методами открыл новые возможности для лечения таких больных.

Следует заметить, что не все гормоны — белки. Некоторые гормоны — производные аминокислот, например адреналин, мелатонин, три- и тетраиодтиронин (гормоны щитовидной железы) и др. Известны гормоны — производные нуклеотидов и липидов.

Однако и белковые, и небелковые гормоны, как правило, влияют на организм, главным образом изменяя активность определенных ферментов. При этом ряд гормонов усиливает или подавляет активность уже готовых, предсуществующих в клетке ферментов, например вследствие присоединения к ним фосфатных химических групп. Фосфорилирование ферментного белка изменяет его третичную структуру, конформацию. В результате этого активность некоторых ферментов повышается, а некоторых — падает. Иные гормоны изменяют содержание ферментного белка в клетке, усиливая его синтез. Во всех этих случаях под действием гормонов изменяется интенсивность ферментных реакций, и этим способом регулируются многие физиологические процессы.

Известна большая группа белковых факторов роста, которые активируют ферменты синтеза ДНК в клетках и, таким образом, усиливают деление клеток. Это важно для восстановления тканей при ранениях, а также после операций. Но избыточный синтез факторов роста может приводить к слишком интенсивному делению клеток — к их злокачественному росту, возникновению злокачественных опухолей. Это происходит нередко из-за изменений в структуре генов, ответственных за факторы роста, под действием повышенной радиации, некоторых вредных выбросов промышленности и других причин или вследствие изменений в структуре молекул, узнающих фактор роста или реагирующих на него.

Блокировать избыточный синтез некоторых факторов роста или подавить их действие — значит привести к подавлению роста злокачественной опухоли. На этом пути ученые ищут новые средства лечения рака.

Белки-транспортеры. В крови, наружных клеточных мембранах, в цитоплазме и ядрах клеток есть различные транспортные белки. В крови имеются белки-транспортеры, которые узнают и связывают определенные гормоны и несут их к определенным клеткам. Такие клетки оснащены рецепторами, узнающими эти гормоны. В цитоплазме и ядрах есть рецепторы гормонов, через которые они осуществляют свое действие. В наружных клеточных мембранах имеются белки-транспортеры, которые обеспечивают активный и строго избирательный транспорт внутрь и наружу клетки сахаров, различных веществ и ионов. Известны и другие белки-транспортеры.

Белки — средства защиты организма. Во внешней среде имеется множество бактерий и вирусов, способных повреждать живые клетки и размножаться за их счет, нередко вызывая, таким образом, тяжелые заболевания. Если бы люди не располагали естественными средствами защиты от болезнетворных микроорганизмов, то человечество прекратило бы свое существование. Такая печальная судьба могла бы постичь и большинство животных, а также растений. К счастью, все живые клетки и организмы имеют свои защитные системы. Однако эти системы не всегда справляются с бактериями и вирусами, и тогда организм заболевает.

У человека и животных одна из таких главных систем — это *иммун-*

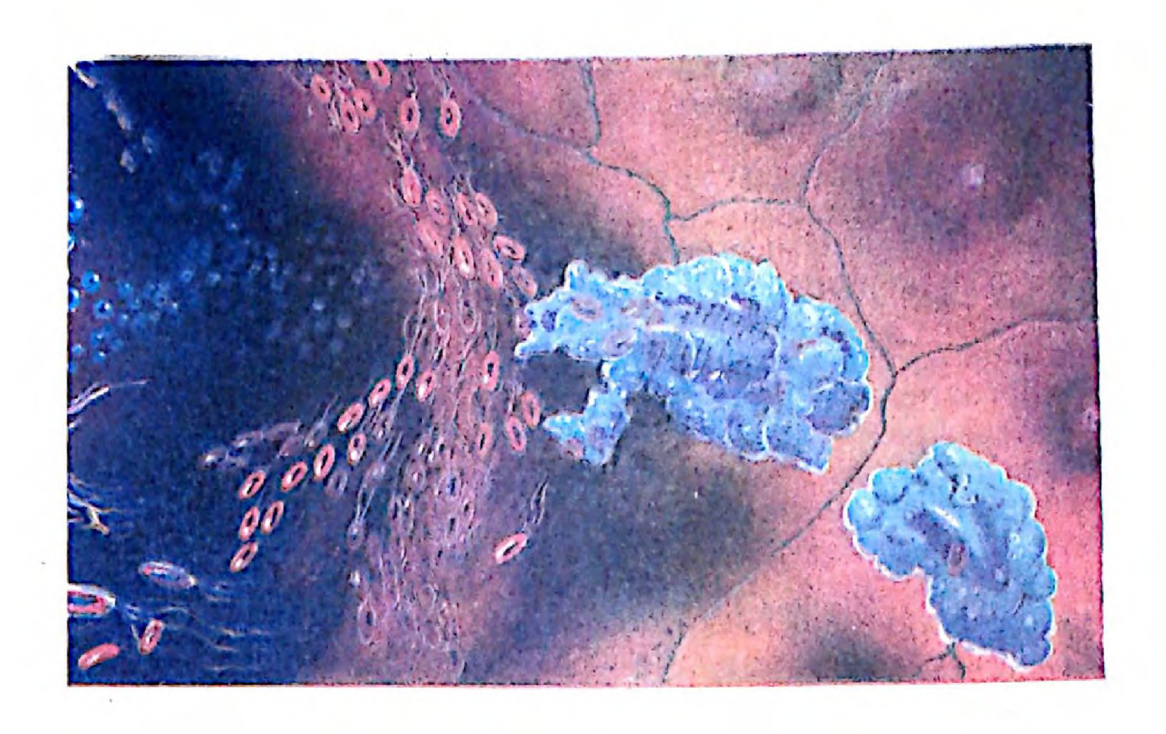




Рис. 11. Постоянная работа иммунной системы человека

Группа быстрых фагоцитов — гранулоцитов (*справа вверху*) набрасывается на проникшие в организм вирусы и бактерии. Затем подключаются гигантские фагоциты — макрофаги (*слева*). Длинными захватами они ловят «пришельцев» и поглощают их. Наиболее действенное оружие иммунной системы — небольшие антитела в форме Y, прилипающие к вирусам и бактериям, маркируя их для фагоцитов

ная защита. В лимфоидных тканях (вилочковая железа, лимфатические железы, селезенка) производятся лимфоциты — клетки, способные синтезировать огромное разнообразие защитных белков — *антител*. Такие антитела носят название *иммуноглобулинов*. Иммуноглобулины состоят из четырех белковых цепей. Они имеют участок, узнающий «пришельца», и участок, обеспечивающий «расправу» с ним. Антитела узнают чужеродные белки и иные биополимеры (полисахариды, полинуклеотиды) и их комплексы, в свободном виде растворенные в жидких средах организма или в составе бактерий и вирусов.

Узнаваемые антителами чужеродные биополимеры называют *антигенами*. Антигены вызывают в лимфоцитах синтез антител-иммуноглобулинов определенного типа, способных узнавать антиген и взаимодействовать с ним. Поскольку антигенами являются как сами бактерии или вирусы (точнее, биополимеры в их составе), так и производимые бактериями токсины, то лимфоциты реагируют на них синтезом защитных антител. Присоединяясь к целым клеткам болезнетворных бактерий, антитела привлекают особые ферментные белки (группу таких белков называют *комплементом*), которые разрушают оболочки бактерий, что ведет к их гибели.

Самое удивительное то, что лимфоциты способны ответить синтезом соответствующих антител на любой антиген, с которым клетка и организм даже никогда до этого не встречались. Природа такого удивительного явления стала понятна только тогда, когда были исследованы гены, ответственные за синтез иммуноглобулинов. Оказалось, что в эмбриональном периоде развития происходят множественные перетасовки генов, которые обеспечивают синтез огромного разнообразия антител, способных узнать практически любой антиген. При этом возникает множество лимфоцитов, каждый из которых способен синтезировать одну разновидность иммуноглобулинов, узнающих один определенный антиген (рис. 11).

Чтобы предупредить инфекционные заболевания, людям и животным вводят ослабленные или убитые бактерии либо вирусы (вакцины), которые не вызывают болезни, но стимулируют синтез антител против возбудителей заболеваний. Если через некоторое время болезнетворная неослабленная бактерия или вирус попадают в организм, они встречают прочный защитный барьер из антител. Миллионы человеческих жизней спасены вакцинацией против оспы, бешенства, полиомиелита, желтой лихорадки и других болезней.

В клетках человека и животных синтезируются также специальные противовирусные белки — интерфероны. Синтез таких белков начинается после встречи клетки с вирусной нуклеиновой кислотой. Интерферон через систему посредников активирует в клетке фермент, расщепляющий вирусные нуклеиновые кислоты, и включает синтез фермента, блокирующего аппарат синтеза вирусных белков.

Растения в ответ на атаку болезнетворных микроорганизмов (патогенов) также синтезируют ряд защитных белков. Это ферменты, которые катализируют синтез сложных защитных соединений — флавоноидов, терпенов, алкалоидов. Это также ферменты, разрушающие наружные покровы патогенов, ферменты, которые делают более прочными наружные покровы самих растений.

Такими различными способами белки служат средствами защиты живого мира от вызывающих заболевания микроорганизмов.

Двигательная функция обеспечивается специальными сократительными белками. Эти белки участвуют во всех движениях, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у многоклеточных животных, движение листьев у растений и т. д.

Строительная функция. Белки участвуют в образовании всех клеточных мембран и органоидов клетки, а также внеклеточных структур.

Энергетическая функция. Белки служат одним из источников энергии в клетке. При распаде 1 г белка до конечных продуктов выделяется около 17 кДж. Однако белки используются как источник энергии, обычно когда истощаются иные источники, такие, как углеводы и жиры.

? 1. Многочисленные опыты показали, что разрушение пространственной структуры (конформации) белковых молекул вызывает глубокие изменения в их свойствах. Многие ферменты теряют при этом способность к катализу, гормоны теряют физиологическую активность и т. д. Почему?

2. Какие характеристики живого вы связали бы со свойствами белков?

3. Установлено, что при достаточной калорийности пищи, но при отсутствии в ней белка у животных наблюдаются патологические явления: останавливается рост, изменяется состав крови и т. д. С чем это связано?

§ 5. Углеводы

Строение углеводов — Функции углеводов

Углеводы — органические вещества, в состав которых входят *углерод, кислород* и *водород*. При этом соотношение двух последних элементов аналогично соотношению их в молекуле воды, т. е. на два атома водорода приходится один атом кислорода. Общая формула углеводов такая: $C_n(H_2O)_n$ (где n — не меньше трех); отсюда и название соединений — *углеводы*. Впервые в 1844 г. этот термин ввел отечественный ученый К. Шмид (1822—1894). В животной клетке углеводы находятся в количестве, не превышающем 2—5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание в некоторых случаях достигает 90% сухой массы (например, в клубнях картофеля, семенах и т. д.).

Все углеводы разделяются на две группы: *монозы*, или *моносахариды*, и *полиозы*, или *полисахариды*. Несколько молекул моносахаридов, соединяясь между собой с выделением воды, образуют молекулу полисахарида. Поэтому полисахариды относятся к полимерам. Ди-, три- и тетрасахариды составляют группу *полисахаридов первого порядка,* или олигосахаридов. Более сложные углеводы, содержащие в молекуле значительно большее количество остатков простых сахаров, называются *полисахаридами второго порядка.* Они представляют собой сложные вещества с очень большой молекулярной массой.

Моносахариды. Эти углеводы называются *простыми сахарами.* Состоят они из одной молекулы и представляют собой твердые кристаллические вещества, растворимые в воде, сладкие на вкус. В зависимости от числа углеродных атомов, входящих в моле-

кулу углевода, различают *триозы* — моносахариды, содержащие 3 атома углерода; *тетрозы* — 4 атома углерода; *пентозы* — 5 атомов углерода; *гексозы* — 6 атомов углерода.

Из триоз в живых организмах важное значение имеют, например, глицерин и его производные (молочная кислота, пировиноградная кислота):

Молочная кислота

Пировиноградная кислота

Из тетроз в процессах обмена наиболее важна *эритроза*. Этот сахар — один из промежуточных продуктов фотосинтеза. Уже на уровне тетроз происходит образование кольцевых молекул углеводов:

Эритрозы

Пентозы широко представлены в животном и растительном мире. Эта группа содержит такие важные вещества, как рибоза и дезоксирибоза — сахара, входящие в состав мономеров нуклеиновых кислот РНК и ДНК. В дезоксирибозе около одного из атомов углерода отсутствует кислород, отсюда и название этого углевода.

Дезоксирибоза

Из гексоз наиболее широко распространены глюкоза, фруктоза и галактоза. Их общая формула $C_6H_{12}O_6$:

Глюкоза — виноградный сахар, чрезвычайно широко распро-

Глюкоза

Галактоза

Фруктоза

страненный в природе. В свободном состоянии глюкоза встречается как в растениях, так и в животных организмах. Она входит в состав важнейших ди- и полисахаридов. Глюкоза — первичный источник энергии для клеток. Она обязательно находится в крови. Снижение ее количества в крови влечет за собой немедленное нарушение жизнедеятельности нервных и мышечных клеток, иногда сопровождаемое судорогами или обморочным состоянием. Уровень содержания глюкозы в крови регулируется сложным механизмом работы нервной системы и желез внутренней секреции. Глюкоза входит в структуры почти всех клеток органов и тканей, регулирует осмотическое давление. (*Осморегуляция* — процесс, обеспечивающий относительное постоянство концентрации активных веществ во внутренней среде клетки, в организме.)

Фруктоза широко распространена в природе. В большом количестве в свободном виде встречается в плодах, поэтому ее часто называют плодовым сахаром. Особенно много фруктозы в меде, сахарной свекле, фруктах. Путь распада фруктозы в организме короче, чем глюкозы, что имеет важное значение при питании больного сахарным диабетом, когда глюкоза очень слабо усваивается клетками.

Галактоза — пространственный изомер глюкозы — отличается от нее только расположением гидроксильной группы и водорода у 4-го углеродного атома. Она входит в состав лактозы — молочного сахара, а также некоторых полисахаридов. Галактоза в печени и других органах превращается в глюкозу.

Полисахариды первого порядка (олигосахариды). Из олигосахаридов нас особенно интересуют дисахариды. К ним относятся сахароза, лактоза и мальтоза.

Сахароза — тростниковый или свекловичный сахар, общая формула $C_{12}H_{22}O_{11}$. Чрезвычайно широко распространена в растениях (семена, ягоды, корни, клубни, плоды). Играет огромную роль в питании многих животных и человека. Очень легко растворима в воде. Главные источники получения сахарозы (пищевого сахара) в пищевой промышленности — сахарная свекла и сахарный тростник. Сахароза состоит из остатков глюкозы и фруктозы.

Лактоза — молочный сахар, имеет в составе глюкозу и галактозу. Это важнейший углевод и поэтому является источником энергии для детенышей млекопитающих. Используется в микробиологической промышленности для приготовления питательных сред.

Мальтоза состоит из двух молекул глюкозы. Мальтоза — основной структурный элемент крахмала и гликогена. Под действием фермента мальтоза гидролизуется с образованием двух молекул глюкозы.

Мальтоза

Лактоза

2 Зак. 3064 А. О. Рувинский

Сахароза

Полисахариды второго порядка. Это высокомолекулярные углеводы, состоящие из большого числа моносахаридов. Их молекулярная масса велика, от нескольких тысяч до нескольких миллионов дальтон. Как и предыдущая группа углеводов, полисахариды второго порядка могут гидролизоваться до моносахаридов.

Крахмал имеет структуру, представленную двумя формами полисахаридов: амилозой и амилопектином.

Амилоза состоит из остатков глюкозы, соединенных в неразветвленную цепь. Связь образуется между 1-м и 4-м углеродными атомами соседних моносахаридов через кислородный мостик:

В составе амилозы обнаруживается от 60 до 300 остатков глюкозы. Она способна растворяться в горячей воде и в присутствии иода окрашивается в синий цвет.

Амилопектин состоит как из линейных, так и из разветвленных цепей глюкозы. Это достигается образованием связей, которые образуются между 1-м углеродом одной молекулы глюкозы и 6-м углеродом другой или между 1-м и 4-м углеродом:

1,6-связь между двумя остатками глюкозы

1,4-связь между двумя остатками глюкозы

При этом образуется ветвящаяся молекула (рис. 12). Амилопектин окрашивается иодом в сине-фиолетовый цвет.

В функциональном отношении различают полисахариды резервного и структурного назначения. Типичные *резервные полисахариды* — крахмал и гликоген. К структурным полисахаридам относят клетчатку (целлюлозу).

Крахмал — резервный полисахарид растений; содержится в большом количестве в клубнях картофеля, плодах, семенах. Находится в виде зернышек слоистого строения, нерастворимых в холодной воде. В горячей воде крахмал образует коллоидный раствор, называемый в быту крахмальным клейстером. По химической структуре он на 10—12% состоит из амилозы и на 80—90% из амилопектина. Количество остатков глюкозы исчисляется несколькими тысячами. Его общая формула $(C_6H_{10}O_5)_n$, где n — количество глюкозных остатков.

Гликоген — полисахарид, содержащийся в тканях тела животных и человека, а также в грибах, дрожжах и т. д. Гликоген играет важную роль в превращениях углеводов в животном организме. В значительных количествах накапливается в печени, мышцах, сердце и других органах. Является поставщиком глюкозы в кровь. По структуре напоминает крахмал, но разветвлен сильнее. Молекула гликогена состоит примерно из 30 000 остатков глюкозы.

Клетчатка (целлюлоза) — главный структурный полисахарид клеточных оболочек растений. В ней аккумулировано около 50% всего углерода биосферы. Клетчатка нерастворима в воде, она лишь набухает в ней. Целлюлоза по своей структуре — линейный полимер. Имеет неразветвленную вытянутую цепочку моносахаридов. Отсюда свойства растительных волокон, так, например, в волокнах хлопка она составляет более 90%.

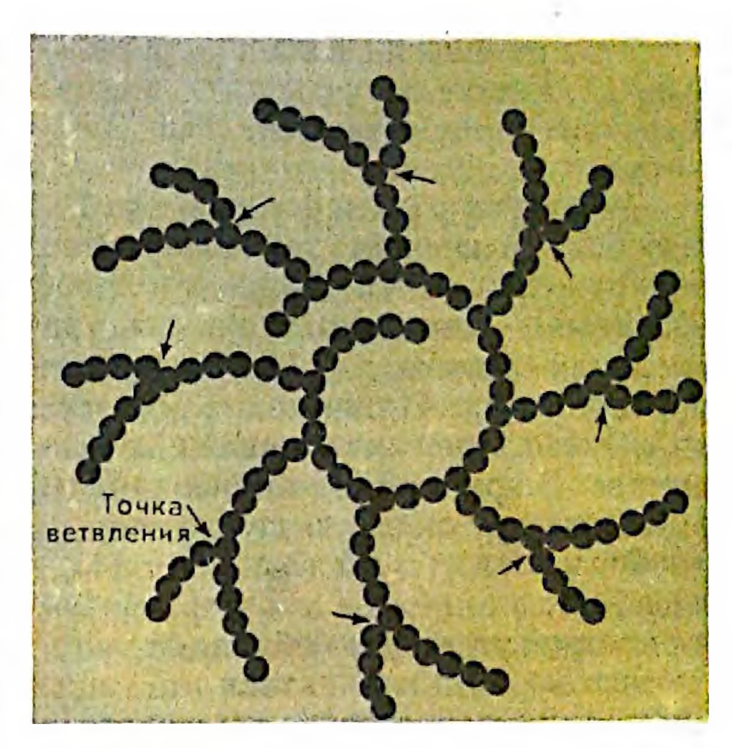


Рис. 12. Ветвящаяся молекула полисахарида

Полисахариды можно подразделить также на гомо- и гетерополисахариды. *Гомополисахариды* имеют в составе моносахариды только одного вида. Например, крахмал и гликоген построены только из молекул глюкозы.

Гетерополисахариды представляют собой полимеры, построенные из моносахаридов различных типов и их производных. В живых организмах встречаются комплексы углеводов с белками (гликопротеиды) и жирами (гликолипиды). Они выполняют различные функции. О них речь будет идти при изучении строения клетки и процессов, происходящих в ней.

Функции углеводов. Со многими функциями этих органических веществ мы уже познакомились в этом параграфе и все же подчеркнем основные функции углеводов.

Энергетическая функция. Углеводы служат основным источником энергии для организма.

Структурная функция. Во всех без исключения тканях и органах обнаружены углеводы и их производные. Они входят в состав оболочек клеток и субклеточных образований. Принимают участие в синтезе многих важнейших веществ. В растениях полисахариды выполняют и опорную функцию.

Функция запаса питательных веществ. В организме и клетке углеводы обладают способностью накапливаться в виде крахмала у растений и гликогена у животных. Крахмал и гликоген представляют собой запасную форму углеводов и расходуются по мере возникновения потребности в энергии. При полноценном питании в печени может накапливаться до 10% гликогена, а при неблагоприятных условиях его содержание может снижаться до 0,2% массы печени.

Защитная функция. Вязкие секреты (слизи), выделяемые различными железами, богаты углеводами и их производными, в частности гликопротеидами. Они предохраняют стенки полых органов (пищевод, кишки, желудок, бронхи) от механических повреждений, проникновения вредных бактерий и вирусов.

?

1. Опираясь на какие данные, можно сказать, что углеводы — самые распространенные органические вещества на Земле? Почему у растений количество углеводов значительно больше, чем у животных?

2. Как строение углеводов связано с их биологическими функциями?

3. Основываясь на знаниях, полученных из школьного курса «Человек» и дополнительной литературы, проанализируйте значение углеводов в жизнедеятельности человека. Какие патологии может вызывать нарушение обмена углеводов в организме?

§ 6. Липиды

Строение липидов — Функции липидов

Под термином *липиды* (греч. lipos — жир) объединяют жиры и жироподобные вещества. Липиды — органические соединения с различной структурой, но общими свойствами. Они нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях: эфире, бензине, хлороформе и др. Липиды очень широко представлены в живой природе и играют чрезвычайно важную роль в клетке и организме. Они содержатся в любых клетках. Содержание жира в них обычно невелико и составляет 5—15% от сухой массы. Существуют, однако, клетки, содержание жира в которых достигает почти 90% от сухой массы. Эти буквально набитые жиром клетки имеются в жировой ткани.

По химической структуре жиры представляют собой сложные соединения трехатомного спирта глицерина и высокомолекулярных жирных кислот:

$$\begin{array}{l} CH_2-O-C(=O)-R_1 \\ | \\ CH-O-C(=O)-R_2 \\ | \\ CH_2-O-C(=O)-R_3 \end{array}$$

где R_1, R_2, R_3 — радикалы жирных кислот. Из них чаще всего встречаются пальмитиновая (CH_3—$(CH_2)_{15}$ —COOH), стеариновая (CH_3—$(CH_2)_{16}$— COOH), олеиновая (CH_3 — $(CH_2)_7$ — CH = CH — $(CH_2)_7$ — COOH) жирные кислоты.

Все жирные кислоты делятся на две группы: *насыщенные*, т. е. не содержащие двойных связей, и *ненасыщенные*, или *непредельные*, содержащие двойные связи. Из приведенных выше формул видно, что к насыщенным кислотам принадлежат пальмитиновая и стеариновая кислоты, а к ненасыщенным — олеиновая. Свойства жиров определяются качественным составом жирных кислот и их количественным соотношением. Растительные жиры или масла богаты непредельными жирными кислотами, поэтому в подавляющем большинстве случаев они являются легкоплавкими — жидкими при комнатной температуре. Например, в оливковом масле глицерин связан с остатками олеиновой кислоты. Животные жиры при комнатной температуре твердые, так как содержат главным образом насыщенные жирные кислоты. Например, говяжье сало состоит из глицерина и пальмитиновой и стеариновой кислот (пальмитиновая кислота плавится при 43°С, а стеариновая при 60°С).

Из формулы жира видно, что его молекула, с одной стороны, содержит остаток глицерина — вещества, хорошо растворимого в воде, а с другой стороны — остатки жирных кислот, углеводородные цепочки которых практически нерастворимы в воде. При нанесении капли жира на поверхность воды в сторону воды обращается глицериновая часть молекулы жира, а из воды «торчат» вверх цепочки жирных кислот. Такая ориентация по отношению к воде играет очень важную роль. Тончайший слой этих веществ, входящих в состав клеточных мембран, препятствует смешиванию содержимого клетки или отдельных ее частей с окружающей средой.

Особенно биологически важными жироподобными веществами являются *фосфолипиды*. Это тоже сложные соединения глицерина и жирных кислот. От настоящих жиров они отличаются тем, что содержат остаток фосфорной кислоты. Они основные компоненты мембран клеток.

Большое значение для жизнедеятельности клетки и организма имеют и такие сложные соединения, как *гликолипиды*, состоящие из углеводов и липидов. Особенно их много в составе ткани мозга и нервных волокон. Здесь же надо назвать и *липопротеиды*, представляющие собой комплексные соединения различных белков с жирами. Немного о их значении мы говорили в § 3.

Функции липидов. Структурная функция. Липиды принимают участие в построении мембран клеток всех органов и тканей. Они участвуют в образовании многих биологически важных соединений.

Энергетическая функция. Липиды обеспечивают 25—30% всей энергии, необходимой организму. При полном распаде 1 г жира выделяется 38,9 кДж энергии, что примерно в 2 раза больше по сравнению с углеводами и белками.

Функция запасания питательных веществ. Жиры являются своего рода «энергетическими консервами». Жировыми депо могут быть и капля жира внутри клетки, и «жировое тело» у насекомых, и подкожная клетчатка, в которой накапливается жир у человека.

Функция терморегуля-

ции. Жиры плохо проводят тепло. Они откладываются под кожей, образуя у некоторых животных огромные скопления. Например, у кита слой подкожного жира достигает 1 м. Это позволяет теплокровному животному жить в холодной воде полярного океана.

У многих млекопитающих существует специальная жировая ткань, играющая в основном роль терморегулятора, своеобразного биологического «обогревателя». Эту ткань называют «бурым жиром». Она имеет бурый цвет из-за того, что очень богата митохондриями красно-бурой окраски из-за находящихся в них железосодержащих белков. В этой ткани производится тепловая энергия, имеющая для млекопитающих важное значение в условиях жизни при низких температурах.

Жиры выполняют еще множество различных функций в клетке и организме. Можно напомнить, что жир — поставщик так называемой *эндогенной воды*: при окислении 100 г жира выделяются 107 мл воды. Благодаря такой воде существуют многие пустынные животные, например песчанки, тушканчики, с этим связано и накопление жира в горбах у верблюда. Слой жира защищает нежные органы от ударов и сотрясений (например, околопочечная капсула, жировая подушка около глаза). Жироподобные соединения покрывают тонким слоем листья растений, не давая им намокать во время обильных дождей. Многие липиды являются предшественниками в биосинтезе гормонов. Например, к липидам относятся половые гормоны человека и животных: *эстрадиол* (женский) и *тестостерон* (мужской).

Из ненасыщенных жирных кислот в клетках человека и животных синтезируются такие регуляторные вещества, как *простагландины*. Они обладают широким спектром биологической активности: регулируют сокращение мускулатуры внутренних органов; поддерживают тонус сосудов; регулируют функции различных отделов мозга, например центры теплорегуляции. Повышение температуры при ряде заболеваний связано с усилением синтеза простагландинов и возбуждением центра терморегуляции. Аспирин тормозит синтез простагландинов и таким образом понижает температуру тела.

? 1. В чем особенности в строении и свойствах молекулы жира и как эти особенности определяет наиболее важные биологические функции названного органического вещества?

2. Какую роль могли сыграть молекулы липидов в появлении определенной автономности такой биологической структуры, как клетка?

3. Пользуясь дополнительной литературой и школьным учебником «Человек», назовите активные органические вещества организма человека, имеющие липидную природу. Какова их роль?

§ 7. Нуклеиновые кислоты. АТФ

Открытие нуклеиновых кислот — ДНК—Модель Уотсона и Крика — Свойства молекулы ДНК — Самоудвоение — Строение РНК — Разнообразие РНК — АТФ

Нуклеиновые кислоты — *природные высокомолекулярные органические соединения, обеспечивающие хранение и передачу наследственной (генетической) информации в живых организмах*. Впервые они были описа-

ны в 1869 г. швейцарским биохимиком Фридрихом Мишером (1844—1895). Из остатков клеток, содержащихся в гное, он выделил вещество, в состав которого входят азот и фосфор. Ученый назвал это вещество *нуклеином* (лат. nucleus — ядро), полагая, что оно содержится лишь в ядре клетки. Позднее небелковая часть этого вещества была названа *нуклеиновой кислотой*.

В природе существуют нуклеиновые кислоты двух типов, различающиеся по составу, строению и функциям. Одна из них содержит углеводный компонент *дезоксирибозу* (см. § 4) и названа *дезоксирибонуклеиновой кислотой* (ДНК). Другая содержит рибозу и названа *рибонуклеиновой кислотой* (РНК).

Нуклеиновые кислоты — это важнейшие биополимеры, определяющие основные свойства живого.

ДНК — это полимерная молекула, обладающая огромной молекулярной массой. Определение размеров молекулы ДНК стало возможным только после широкого распространения методов электронной микроскопии в послевоенные годы. Протяженность молекулы ДНК составляет много тысяч нанометров. При полном гидролизе они расщепляются до пуриновых и пиримидиновых оснований, дезоксирибозы и фосфорной кислоты.

Пуриновые основания — производные пурина. Из них в состав нуклеиновых кислот входят аденин и гуанин:

Пурин

Аденин

Гуанин

Пиримидиновые основания, содержащиеся в нуклеиновых кислотах,— *цитозин* и *тимин* в ДНК, а *урацил* в РНК — это производные пиримидина:

Пиримидин

Цитозин

Тимин

Урацил

Тимин отличается от урацила наличием метильной группы ($-CH_3$), которая отсутствует в урациле. Пуриновые и пиримидиновые основания называют *азотистыми основаниями*.

При щадящем гидролизе нуклеиновых кислот получались соединения, дезоксирибоза которых была связана с пуриновым или пиримидиновым основанием посредством атома азота. Подобные соединения получили название *нуклеозидов*. Нуклеозиды, соединяясь с одной молекулой фосфорной кислоты, образуют более сложные вещества — *нуклеотиды*. Именно они являются мономерами нуклеиновых кислот ДНК и РНК. Ниже приведены примеры строения нуклеозида и нуклеотида:

Нуклеозид

Нуклеотид

Итак, *нуклеотид состоит из азотистого основания, сахара* и *остатка фосфорной кислоты*.

Нуклеотидный состав ДНК впервые (в 1905 г.) количественно проанализировал американский биохимик Эдвин Чаргафф. К 1951 г. стало ясно, что четыре основания присутствуют в ДНК. Кроме того, Э. Чаргафф обнаружил, что у всех изученных им видов количество пуринового основания аденина (**А**) равно количеству пиримидинового основания тимина (**Т**), т. е. **А = Т**. Сходным образом количество второго пурина — гуанина (**Г**) всегда равно количеству второго пиримидина — цитозина (**Ц**), т. е. **Г = Ц**. Таким образом, *число пуриновых оснований в ДНК всегда равно числу пиримидиновых, количество аденина равно количеству тимина, а гуанина — количеству цитозина. Такая закономерность получила название правил Чаргаффа.* Это свидетельствовало о каких-то строгих закономерностях в строении молекулы ДНК.

В 1950 г. английский физик М. Уилкинс получил рентгенограмму кристаллических волокон ДНК. Она показала, что молекула ДНК имеет определенную структуру, расшифровка которой помогла бы понять механизм функционирования ДНК. Рентгенограммы, полученные не на кристаллических волокнах ДНК, а на менее упорядоченных агрегатах, которые образуются при более высокой влажности, позволили Розалинд Франклин, коллеге М. Уилкинса, увидеть четкий крестообразный рисунок — опознавательный знак двойной спирали (рис. 13). Стало известно также, что нуклеотиды расположены друг от друга на расстоянии 0,34 нм, а на один виток спирали их приходится 10 (рис. 14). Диаметр молекулы



Морис Хью Уилкинс (р. 1916) — английский биофизик. Изучая строение ДНК, подтвердил (1953) гипотезу, предложенную Дж. Уотсоном и Ф. Криком о том, что дизоксирибонуклеиновая кислота представляет собой двойную спираль. Лауреат Нобелевской премии



Джеймс Уотсон (р. 1928) — американский ученый в области молекулярной биологии. Осуществил классические исследования бактериальных рибосом, изучал роль РНК в белковом синтезе. Расшифровал (совместно с Фрэнсисом Криком) структуру ДНК и предложил ее модель в виде двойной спирали. Лауреат Нобелевской премии

ДНК составляет около 2 нм. Из рентгеноструктурных данных, однако, было не ясно, каким образом цепи удерживаются вместе в молекулах ДНК.

Картина полностью прояснилась в 1953 г., когда американский биохимик Дж. Уотсон и английский физик Ф. Крик, исследуя структуру молекулы ДНК, пришли к выводу, что сахарофосфатный остов находится на периферии молекулы ДНК, а пуриновые и пиримидиновые основания — в середине. Причем последние ориентированы таким образом, что между основаниями из противоположных цепей могут образоваться водородные связи. Из построенной ими модели выявилось, что какой-либо пурин в одной цепи всегда связан водородными связями с одним из пиримидинов в другой цепи. Такие пары имеют одинаковый размер по всей длине молекулы. Не менее важно то, что *аденин может спариваться лишь с тимином, а гуанин только*



Рис. 13. Рентгеноструктурная фотография ДНК



Фрэнсис Крик (р. 1916) — английский физик, работающий в области молекулярной биологии. Основные научные работы посвящены изучению структуры нуклеиновых кислот. Предложил (совместно с Дж. Уотсоном) модель ДНК. Впервые в опытах на фагах Т4 установил основные принципы генетического кода. Лауреат Нобелевской премии

с цитозином. При этом между аденином и тимином образуются две водородные связи, а между гуанином и цитозином — три (рис. 15).

Каждая из пар оснований обладает *симметрией*, позволяющей ей включиться в двойную спираль в двух ориентациях (**А = Т** и **Т = А**; **Г = Ц** и **Ц = Г**). Таким образом, в каждой из цепей ДНК основания могут чередоваться всеми существующими способами. Если известна последовательность оснований в одной цепи (например, **Т — Ц — Г — Ц — А — Т**), то благодаря специфичности спаривания (*принцип дополнения*, т. е. *комплементарности*) становится известной и последовательность оснований ее партнера (**А — Г — Ц — Г — Т — А**). Противоположные последовательности и соответствующие полинуклеотидные партнеры называются *комплементарными*. Хотя водородные связи, стабилизирующие пары оснований, относительно слабы, каждая молекула ДНК содержит так много пар, что в физио-

Рис. 14. Строение участка молекулы ДНК

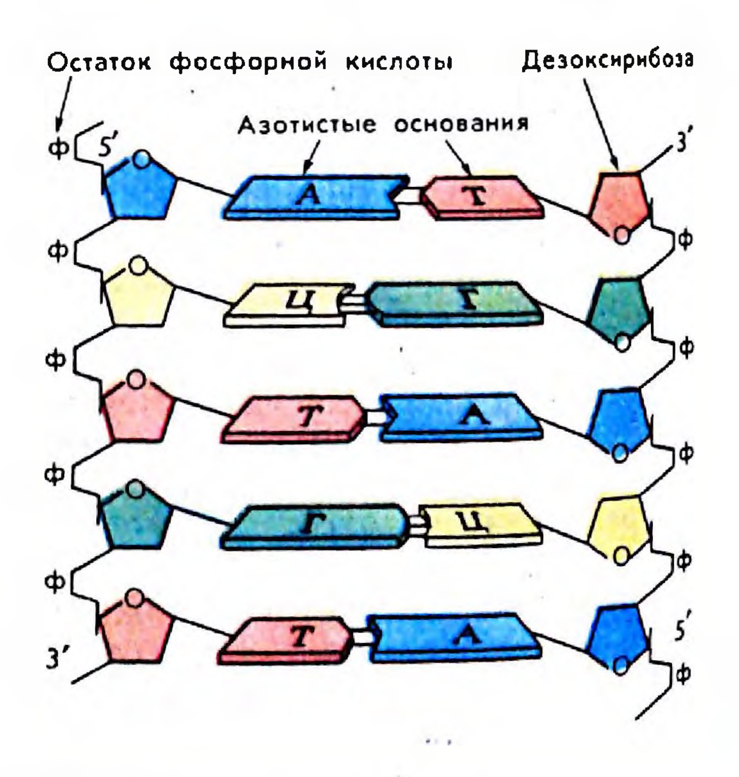
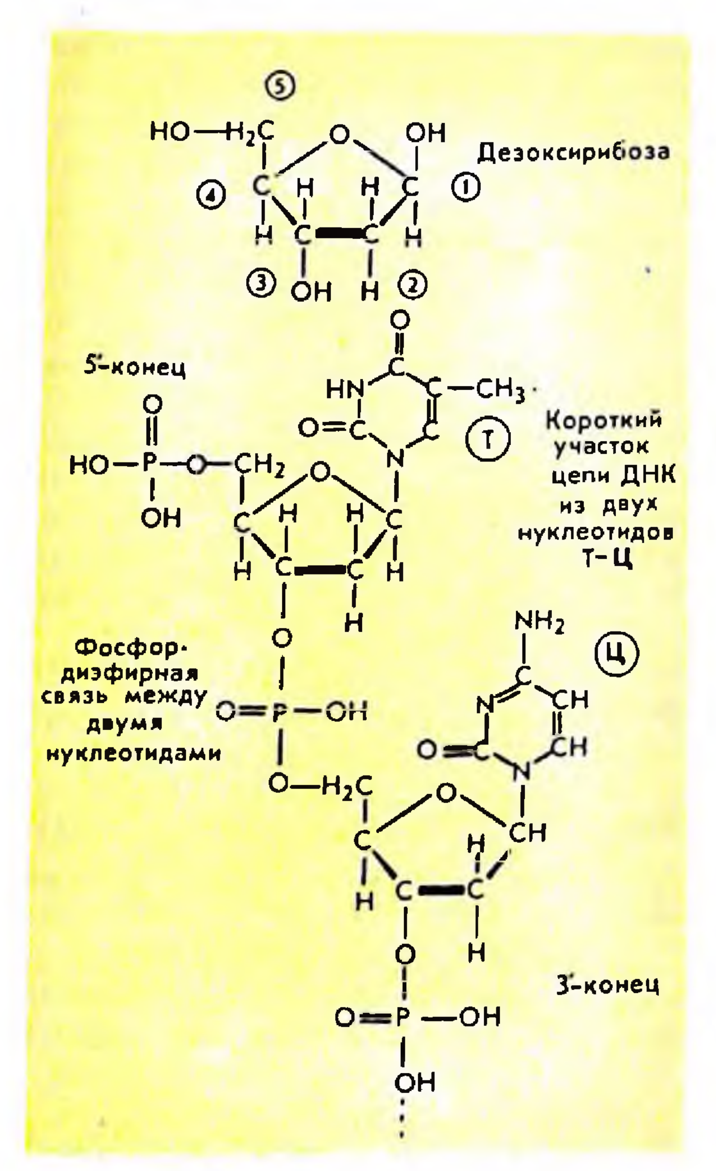


Рис. 15. Схема строения ДНК

логических условиях (температура, pH) комплементарные цепи никогда самостоятельно не разделяются.

В начале 50-х годов большая группа ученых под руководством английского ученого А. Тодда установила точную структуру связей, соединяющих нуклеотиды одной цепи. Все эти связи оказывались одинаковыми: углеродный атом в 5′-положении остатка дезоксирибозы одного нуклеотида соединяется через фосфатную группу с углеродным атомом в 3′-положении соседнего нуклеотида:



Никаких признаков необычных связей обнаружено не было. А. Тодд с сотрудниками пришли к выводу, что полинуклеотидные цепи ДНК, так же как полипептидные цепи белка, строго линейные. Регулярно расположенные связи между сахарами и фосфатными группами образуют скелет ДНК.

Связь строения ДНК с процессом ее удвоения, а также ее роль в наследственности будут обсуждены в следующих параграфах учебника.

Подведем итоги по строению ДНК:

— число полинуклеотидных цепей в молекуле ДНК равно двум;

— цепи образуют спирали по 10 пар оснований в каждом витке;

— двойные цепи закручены одна вокруг другой и вместе вокруг общей оси;

— фосфатные группировки находятся снаружи спирали, а основания внутри и расположены с интервалом 0,34 нм под прямым углом к оси молекулы;

— цепи удерживаются вместе водородными связями между основаниями;

— пары, образуемые основаниями **(А — Т и Г — Ц)**, *в высшей степени специфичны: полинуклеотидные цепи комплементарны друг другу* (рис. 16).

На основании своей модели Дж. Уотсон и Ф. Крик предположили, что гены отличаются друг от друга чередованием пар нуклеотидов и наследственная информация закодирована в виде последовательности нуклеотидов:

— в структуре ДНК может происходить изменение в чередовании нуклеотидов (мутации);

— в структуре ДНК заложена возможность так называемой конвариантной редупликации. Этим термином известный советский генетик Н. В. Тимофеев-Ресовский назвал способность живых организмов воспроизводить себе подобных.

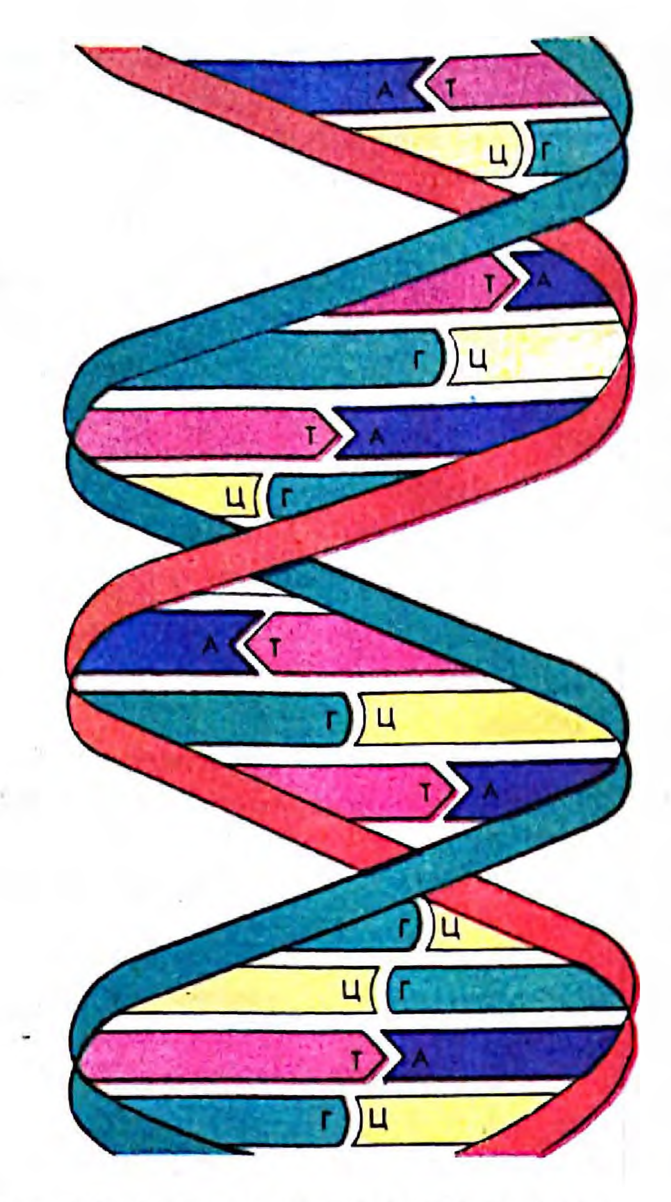


Рис. 16. Участок двуспиральной молекулы ДНК

РНК. Молекула РНК также полимер, мономерами которой являются нуклеотиды. РНК представляет собой однонитевую молекулу. Она построена таким же образом, как и одна из цепей ДНК. Нуклеотиды РНК очень близки, хотя и не тождественны, нуклеотидам ДНК. Их тоже четыре и они состоят из азотистого основания, пентозы и фосфорной кислоты. Три азотистых основания совершенно такие же, как в ДНК: — **А**, **Г** и **Ц**. Однако вместо **Т** у ДНК в РНК присутствует близкий к нему по строению пиримидин — урацил (**У**). Различие между ДНК и РНК существует также в характере углевода: в нуклеотидах ДНК углевод — дезоксирибоза, у РНК — рибоза. Связь между нуклеотидами осуществляется как и в одной из цепей ДНК, т. е. через углевод и остаток фосфорной кислоты. В отличие от ДНК, содержание которой в клетках конкретных организмов относительно постоянно, содержание РНК сильно в них колеблется. Оно заметно повышено в клетках, в которых происходит синтез белка.

По выполнению функций выделяют несколько видов РНК.

Транспортная РНК (т-РНК). Молекулы т-РНК самые короткие: они состоят всего из 80—100 нуклеотидов. Молекулярная масса таких частиц равна 25—30 тыс. Транспортная РНК в основном содержится в цитоплазме клетки. Функция состоит в переносе аминокислот в рибосомы, к месту синтеза белка. Из общего содержания РНК клетки на долю т-РНК приходится около 10%.

Рибосомная РНК (р-РНК). Это самые крупные РНК: в их молекулы входит 3—5 тыс. нуклеотидов, соответственно их молекулярная масса достигает 1,0—1, 5 млн. Рибосомная РНК составляет существенную часть структуры рибосомы. Из общего содержания РНК в клетке на долю р-РНК приходится около 90%.

Информационная РНК (и-РНК), или матричная (м-РНК). Содержится в ядре и цитоплазме. Функция ее состоит в переносе информации о структуре белка от ДНК к месту синтеза белка в рибосомах. На долю и-РНК приходится примерно 0,5—1% от общего содержания РНК клетки.

Иногда РНК выделяют по месту их нахождения: *ядерные, цитоплазматические, митохондриальные, РНК пластид.*

Все виды РНК синтезируются на ДНК, которая служит своего рода матрицей.

Флуоресцентная микроскопия. Нередко живые клетки наблюдают в ультрафиолетовом свете. При этом одни клеточные компоненты начинают сразу светиться (флуоресцировать), другие светятся лишь при добавлении специальных красителей. Флуоресцентная микроскопия позволяет увидеть места расположения нуклеиновых кислот, витаминов, жиров и др.

АТФ — аденозинтрифосфорная кислота. Этот нуклеотид мы рассматриваем отдельно, так как он играет выдающуюся роль в энергетике клетки. Аденозинмонофосфорная кислота (АМФ) входит в состав всех РНК; при присоединении еще двух молекул фосфорной кислоты (H_3PO_4) она превращается в АТФ и становится источником энергии, которая запасается в двух последних остатках фосфатов:

Как во всякий нуклеотид, в АТФ входит остаток азотистого основания (аденин), пентоза (рибоза) и остатки фосфорной кислоты (у АТФ их три). Из состава АТФ под действием фермента АТФ-азы отщепляются остатки фосфорной кислоты. При отщеплении одной молекулы фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфорная кислота), а если отщепляются две молекулы фосфорной кислоты, АТФ переходит в АМФ (аденозинмонофосфорная кислота). Реакции отщепления каждой молекулы фосфорной кислоты сопровождаются освобождением 419 кДж/моль. Для того чтобы подчеркнуть высокую энергетическую «стоимость» фосфорно-кислородной связи в АТФ, ее принято обозначать знаком ~ и называть *макроэргической связью.* В АТФ имеются две макроэргические связи.

Значение АТФ в жизни клетки велико, она играет центральную роль в клеточных превращениях энергии. В реакциях с участием АТФ она, как правило, теряет одну молекулу фосфорной кислоты и переходит в АДФ. А далее АДФ может присоединить остаток фосфорной кислоты с поглощением 419 кДж/моль, восстановив запас энергии. Основной синтез АТФ происходит в митохондриях.

?

1. Почему ДНК обладает строгим соотношением своих компонентов?

2. На чем основана огромная информационная емкость ДНК? (Например, в ДНК млекопитающих содержится 4—6 млрд. бит информации, что соответствует библиотеке в 1,5—2 тыс. томов.) Как эта функция отражена в строении?

3. В центре системы передачи наследственной информации в мире живого лежит ДНК, и в то же время нельзя утверждать, что жизнь сведена к функциям ДНК или какого-либо другого отдельного компонента живой системы. Почему?

4. Каковы основные отличия в строении, функциях, месторасположении ДНК и РНК?

5. Какие особенности строения определяют основную функцию АТФ?

Глава II. КЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ И ИХ ФУНКЦИИ

§ 8. Биологические мембраны. Функции плазмалеммы

Строение мембраны — Мембранный транспорт — Натрий-калиевый насос — Эндоцитоз и рецепторная функция мембраны — Аденилатциклазная система — Межклеточные контакты

У многоклеточного организма тело клетки и ее содержимое отделено от внешеней среды или соседних элементов *плазматической мембраной*, или *плазмалеммой*. Все содержимое клетки, за исключением ядра, носит название *цитоплазмы*. Она включает вязкую жидкость — *цитозоль* (или *гиалоплазму*), мембранные и немембранные компоненты. К *мембранным компонентам* клетки относятся ядро, вакуолярная система (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли растительных клеток), митохондрии и пластиды. К *немембранным компонентам* относятся хромосомы, рибосомы, клеточный центр и центриоли, реснички и жгутики с базальными тельцами, микрофиламенты.

Строение мембран. Для того чтобы понять функционирование каждой мембранной органеллы, необходимо познакомиться с принципиальным строением биологической мембраны. В основе ее лежит двойной слой липидов. Липиды — это водонерастворимые органические молекулы, имеющие полярные «головки» и длинные неполярные «хвосты», представленные цепями жирных кислот. В наибольшем количестве в мембранах присутствуют фосфолипиды. В их головках содержится остаток фосфорной кислоты.

В двойном слое хвосты липидных молекул обращены друг к другу, а полярные головки остаются снаружи, образуя гидрофильные поверхности. С заряженными головками благодаря электростатическим взаимодействиям соединяются белки, называемые *периферическими мембранными белками*. Другие белковые молекулы могут быть погружены в слой липидов за счет взаимодействия с их неполярными хвостами. Часть белков пронизывает мембрану насквозь (рис. 17).

Бóльшая часть погруженных белков мембран — ферменты. В плоскости мембраны они располагаются в определенном порядке, таким образом, чтобы продукт реакции, катализируемый первым ферментом, переходил ко второму и т. д., как по конвейеру, до конечного продукта биохимической цепи реакций. Периферические белки не позволяют ферментам изменять порядок расположения их в мембране и тем самым «разорвать конвейер». Пронзающие белки, собираясь в кружок, образуют пору, через которую некоторые соединения могут переходить с одной стороны мембраны на другую (рис. 18).

Мембранный транспорт. Важнейшее свойство плазмалеммы состоит в ее способности пропускать в клетку или из нее различные вещества. Это имеет большое значение для саморегуляции клетки, поддержания постоянства ее состава, физико-химического *гомеостаза* (греч. hómoios — подобный и stasis — состояние).

Функции мембраны выполняют благодаря избирательной проницаемости, т. е. способности ограничи-

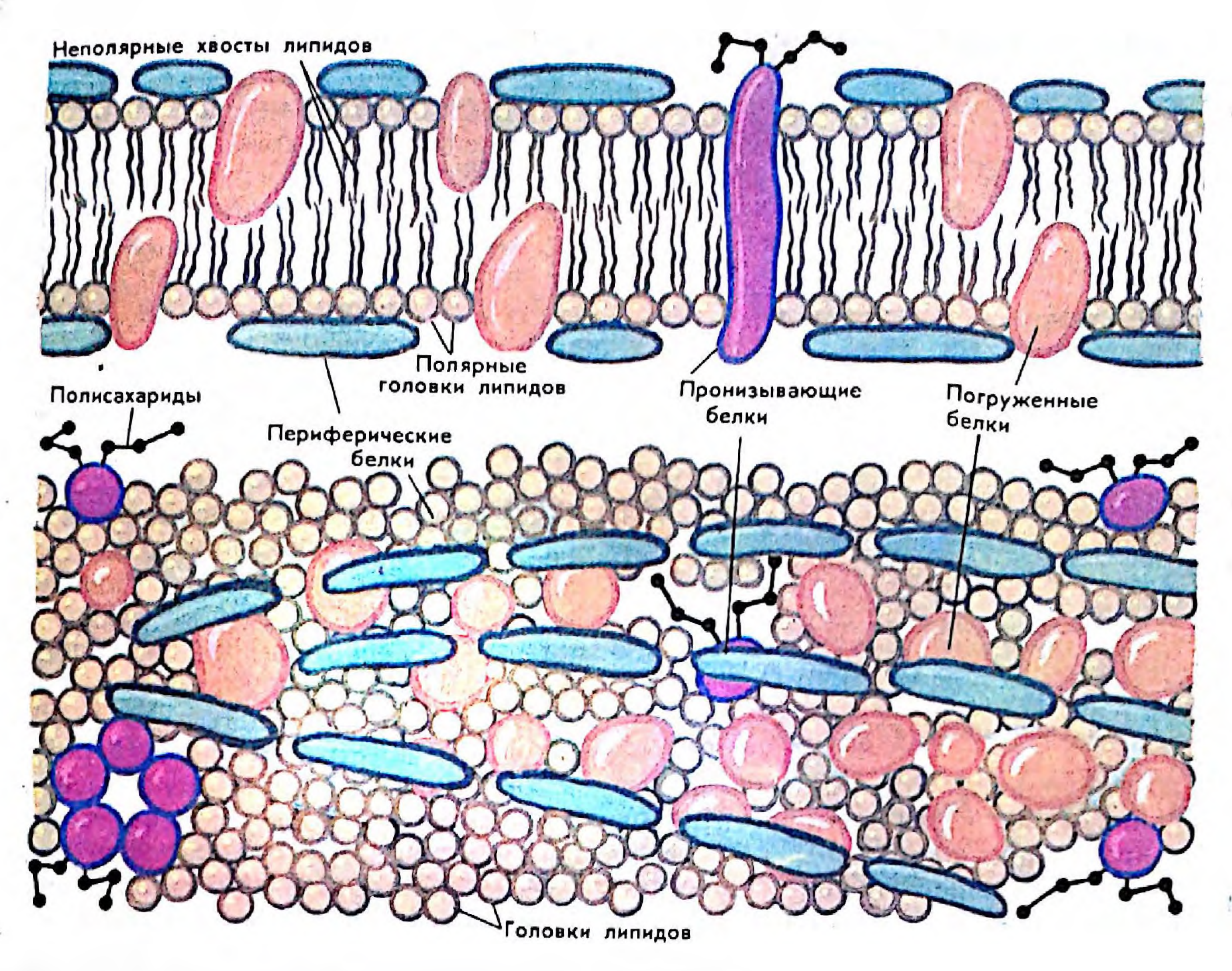


Рис. 17. Схема строения цитоплазматической мембраны: *внизу* — вид сверху, *вверху* — поперечный разрез

вать ту или иную систему от среды и пропускать все, что необходимо для жизнедеятельности этой системы.

Транспорт через мембрану может проходить разными путями. Большое значение имеет направление транспорта веществ по *градиенту концентрации*, т. е. от большей концентрации веществ к меньшей, или против него. Транспорт вещества в сторону меньшей концентрации носит название *диффузии* (если на его пути нет преград) и *переноса* (если его путь преграждает барьер). Транспорт может быть облегченным, если ему способствует какой-нибудь переносчик или система переносчиков. В некоторых случаях пассивный транспорт прост. Например, если вещества хорошо растворимы в жирах, то они передвигаются через мембрану по обычным законам диффузии. Или вода, свободно протекающая через мембранные поры, может захватить и перенести одну или несколько молекул растворенных веществ, способных пройти через пору. Другое дело, если вещества нерастворимы в жирах и не проходят через поры. Были выделены особые белки, делающие мембраны проницаемыми для сахаров и других водорастворимых веществ. Специальные вещества-переносчики, соединяясь с транс-

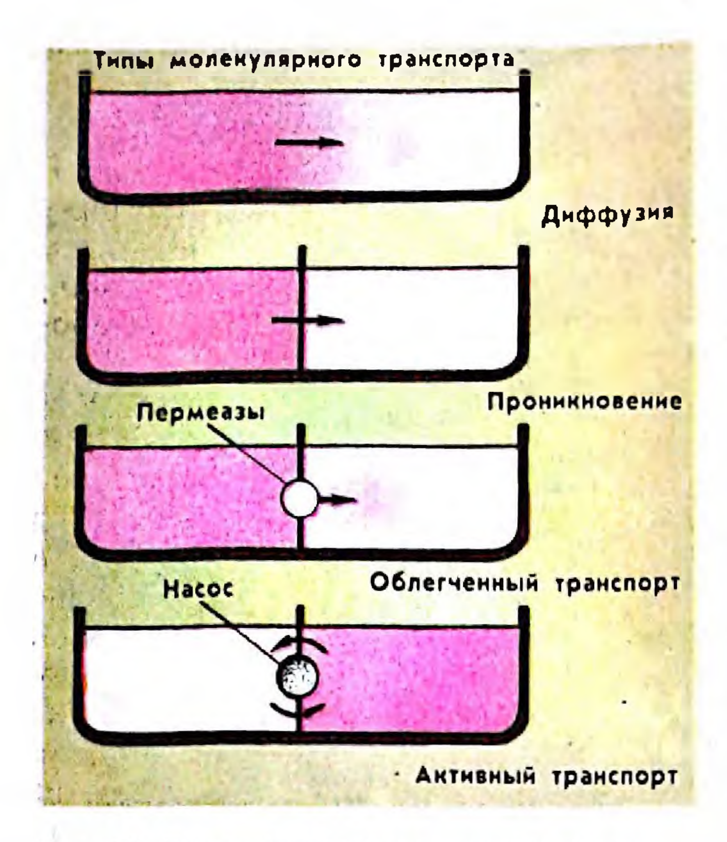


Рис. 18. Типы молекулярного транспорта

портируемыми молекулами, протаскивают их через мембраны, сами в них не растворяясь.

Убедительный довод существования переносчиков был получен при изучении проникновения глюкозы внутрь эритроцитов. Погрузив «перевозимые» молекулы, они транспортируют их через мембраны и возвращаются либо пустыми, либо захватив других «пассажиров». Имеются переносчики, которые не совершают челночных движений, а встраиваются в мембрану и образуют канал. Роль таких переносчиков могут выполнять некоторые антибиотики или белки мембраны. Исследование переноса лактозы показало, что соответствующий транспортный белок, встроенный в мембрану, работает по принципу фермента и связывает сахар аналогично тому, как фермент связывает свой субстракт. Такие белки часто называют *пермеазами*. Каждый из них обеспечивает перенос определенных молекул. Транспортные белки не вращаются в двойном липидном слое, а обеспечивают перенос, изменяя свою конформацию, в результате чего в мембране открываются «ворота», или каналы. Установлено, что транспортные белки отвечают за перенос сахаров, аминокислот, ионов натрия, калия, кальция и других веществ.

Натрий-калиевый насос. Среди примеров активного транспорта против градиента концентрации лучше всего изучен натрий-калиевый насос. Во время его работы происходит перенос трех положительных ионов Na^+ из клетки на каждые два положительных иона K^+ в клетку. Эта работа сопровождается накоплением на мембране разности электрических потенциалов. При этом расщепляется АТФ, давая энергию. В течение многих лет молекулярная основа натрий-калиевого насоса оставалась неясной. В настоящее время установлено, что эта «машина» представляет собой не что иное, как фермент, расщепляющий АТФ,— натрий-калий-зависимую АТФ-азу. Этот фермент обычно расположен в мембранах и активируется при повышении концентрации ионов натрия внутри клетки или ионов калия в наружной среде.

Большинство исследователей склоняется к мысли, что насос действует по принципу открывающихся и закрывающихся каналов. Предполагается, что натриевые и калиевые каналы соседствуют друг с другом. Связывание молекул «канального» белка с ионом натрия приводит к нарушению системы водородных связей, в результате чего меняется его форма. Обычная α-спираль, в которой на каждый виток приходится 3,6 аминокислотного остатка, переходит в более рыхлую π-спираль (4,4 аминокислотного остатка). В результате об-

разуется внутренняя полость, достаточная для прохождения иона Na^+, но слишком узкая для иона калия. После прохождения Na^+ π-спираль переходит в туго свернутую так называемую спираль 3_{10} (это означает, что 3 аминокислотных остатка приходится на виток и водородная связь у каждого десятого атома). При этом натриевый канал закрывается, а стенки соседнего калиевого канала раздвигаются, образуя полость, достаточно широкую для прохождения иона калия.

Натрий-калиевый насос работает по принципу перистальтического насоса (вспомните передвижение пищевого комка по кишечнику), работа которого основана на переменном сжатии и расширении эластичных труб.

Эндоцитоз и рецепторная функция мембраны. Крупные молекулы биополимеров практически не транспортируются через мембраны, и все же они могут попадать внутрь клетки в результате эндоцитоза. Его разделяют на фагоцитоз и пиноцитоз. Эти процессы связаны с активной деятельностью и подвижностью цитоплазмы.

Фагоцитоз (греч. phágos — пожирать и cytos — вместилище) — захват и поглощение клеткой крупных частиц (иногда даже целых клеток и их частей). Это явление впервые описал выдающийся русский ученый И. И. Мечников. Фагоцитоз распространен очень широко. Он играет чрезвычайно важную роль, связанную с внутриклеточным пищеварением у простейших и низших беспозвоночных. У высокоорганизованных животных и человека процесс фагоцитоза играет защитную роль. Фагоцитарная деятельность лейкоцитов и макрофагов имеет огромное значение в защите организма от попадающих в него патогенных микробов и других нежелательных частиц. Благодаря фагоцитарной деятельности этих клеток организм оказывается невосприимчивым к ряду инфекционных заболеваний. Это положение легло в основу фагоцитарной теории иммунитета, разработанной И. И. Мечниковым.

Пиноцитоз (греч. pino — пить) — процесс захвата и поглощения капелек жидкости с растворенными в ней веществами. Фагоцитоз и пиноцитоз протекают очень сходно, поэтому эти понятия отражают лишь различие в объемах поглощенных веществ. Общее для них то, что поглощенные вещества на поверхности клетки окружаются мембраной в виде вакуоли, которая перемещается внутрь клетки (или фагоцитозный, или пиноцитозный пузырек, рис. 19). Названные процессы связаны с затратой энергии; прекращение синтеза АТФ полностью их тормозит.

На поверхности эпителиальных клеток, выстилающих, например, стенки кишечника, видны многочисленные *микроворсинки*. Это выросты цитоплазмы, ограниченные плазмалеммой, имеют форму цилиндра диаметром 100 нм и с закругленной вершиной (рис. 20). Число и длина микроворсинок различны у разных типов клеток. При возрастании их числа резко увеличивается площадь клеточной поверхности, что важно для всасывания. В кишечном эпителии на 1 $мм^2$ приходится $2 \cdot 10^8$ микроворсинок.

Плазматическая мембрана принимает участие и в выведении веществ из клетки, это происходит в процессе *экзоцитоза*. Так выводятся гормоны, полисахариды, белки, жировые капли и другие продукты клетки. Они заключаются в пузырьки, ограниченные мембраной, и подходят к плаз-

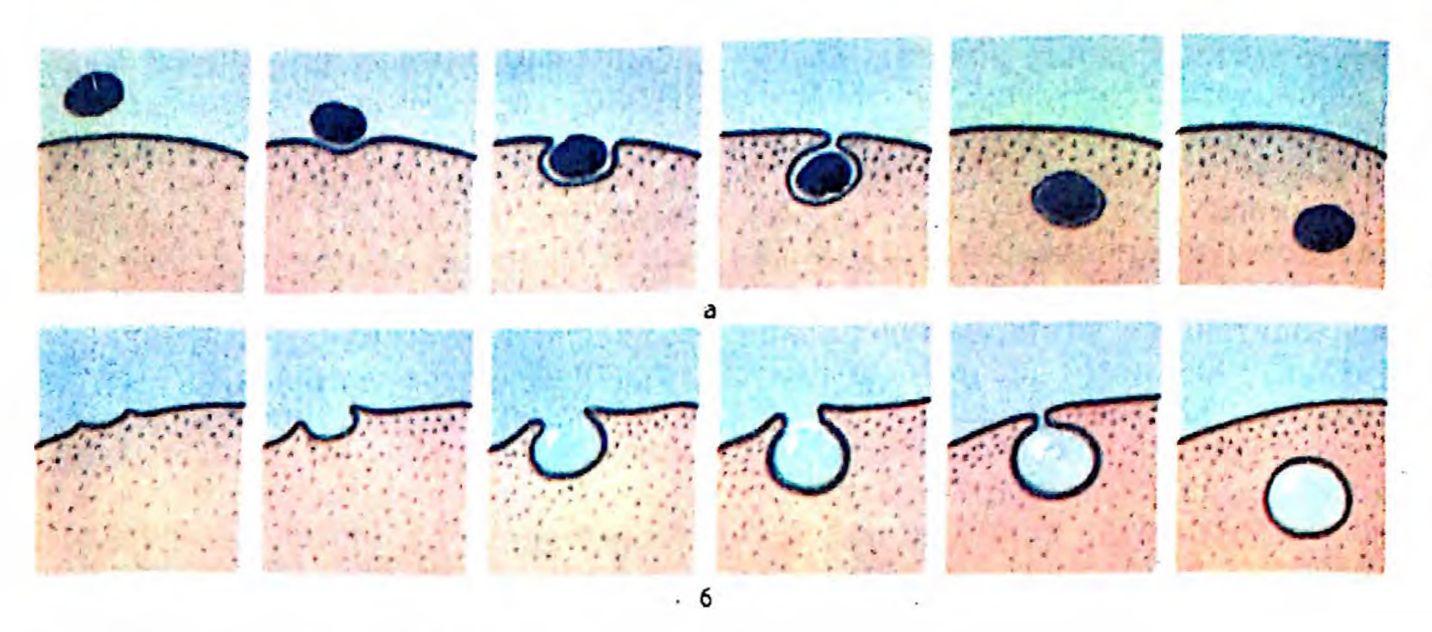


Рис. 19. Захват твердых частиц (фагоцитоз) и жидкости (пиноцитоз, *внизу*)

малемме. Обе мембраны сливаются, и содержимое пузырька выводится в среду, окружающую клетку.

Важную роль в жизнедеятельности клетки играет рецепторная функция мембраны. Она связана с локализацией на плазматической мембране специальных структур, связанных со специфическим узнаванием химических или физических факторов. Многие пронзающие белки представляют собой гликопротеиды — с наружной стороны клетки они содержат полисахаридные боковые цепочки. Часть таких гликопротеидов, покрывающих клетку «лесом» молекулярных антенн, выполняет роль рецепторов гормонов. Когда определенный гормон связывается со «своим» рецептором, он изменяет структуру гликопротеида, что приводит к запусканию клеточного ответа. Открываются каналы, по которым определенные вещества поступают в клетку или выводятся из нее. Клеточная поверхность обладает большим набором рецепторов, делающих возможными специфические реакции с различными агентами. Роль многих клеточных рецепторов заключается в передаче сигналов извне внутрь клетки.

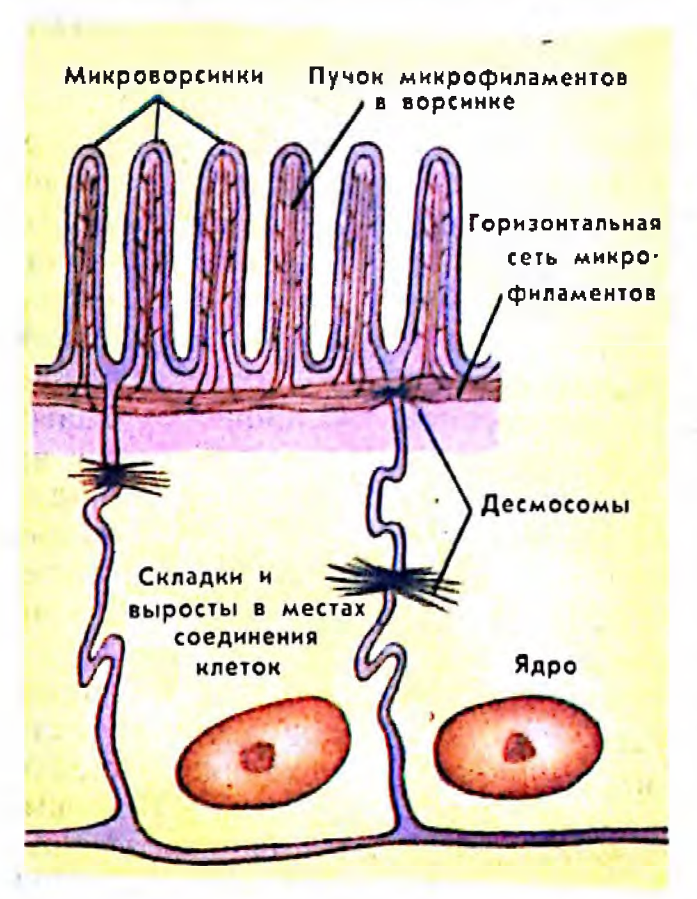


Рис. 20. Схема строения клеток кишечного эпителия

Аденилатциклазная система. В настоящее время хорошо изучена система передачи сигнала клеткам с помощью некоторых гормонов, в состав которых входят пептидные

цепочки. Попробуем разобраться в этом процессе на примере действия на рецепторы гормона инсулина. Рецептор к инсулину представляет собой гликопротеид, пронизывающий плазмалемму. При связывании гормона с рецепторной частью этого сложного белка в нем происходит активация каталитической внутриклеточной части, представляющей из себя фермент — аденилатциклазу. Функция этого фермента заключается в том, что он синтезирует из АТФ циклическую аденозинмонофосфорную кислоту (цАМФ), которая, в свою очередь, может регулировать скорость различных внутриклеточных процессов, вызывая активацию или подавление (ингибирование) тех или иных ферментов клеточного метаболизма (обмена веществ).

Эффективность аденилатциклазной системы очень велика, синтез цАМФ, активируемой аденилатциклазой, приводит к десятикратному усилению сигнала гормона. На внешней поверхности плазмалеммы имеются также участки распознавания клеток, при помощи которых однотипные клетки узнают друг друга и прикрепляются одна к другой (рис. 21).

Межклеточные контакты. Выяснено, что эпителиальные клетки млекопитающих благодаря контактам могут обмениваться информацией, которую несут низкомолекулярные вещества, специально синтезируемые для этой цели. Благодаря контактам клетки получают информацию, например, о необходимости прекратить рост, когда свободное пространство заполнено. Этот феномен называется *контактным торможением*. Знаменательно, что большинство опухолевых (злокачественных) клеток теряют эту

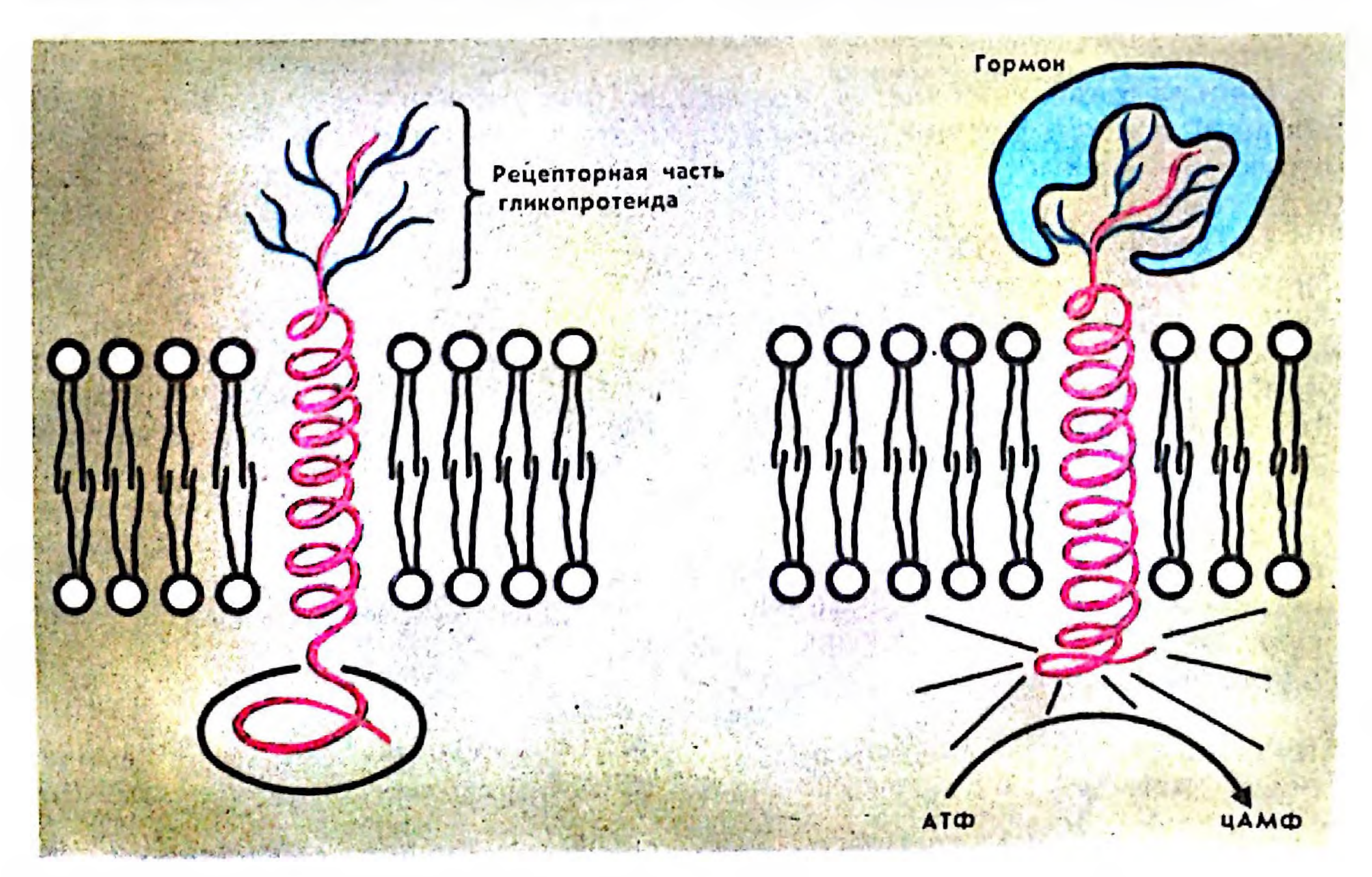


Рис. 21. Схема работы аденилатциклазной системы

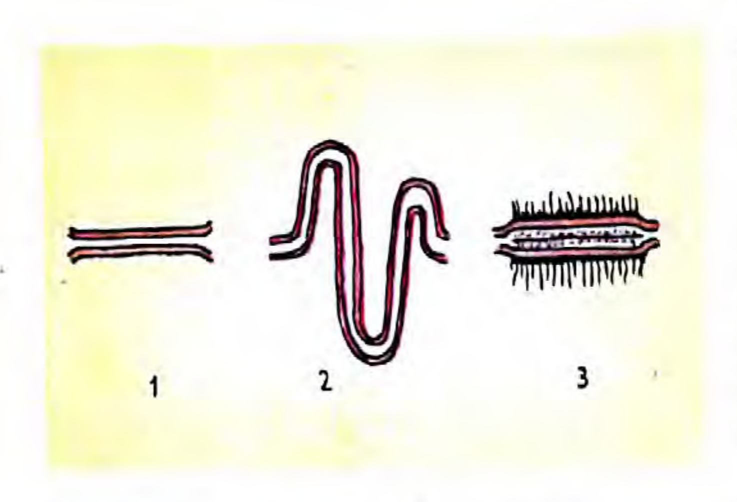


Рис. 22. Схема межклеточных контактов:

1 — простой контакт; *2* — «замок»; *3* — десмосома

способность и не прекращают роста при исчерпании свободного пространства.

Соединения между клетками в составе тканей и органов многоклеточных организмов могут образовываться специальными структурами, которые называют *межклеточными контактами*.

Изучив соединения клеток, можно обнаружить следующие основные структуры, связывающие клетки друг с другом:

1. Простой контакт встречается среди большинства прилегающих друг к другу клеток различного происхождения. Плазматические мембраны разделены узкой щелью 15—20 нм. Большинство клеток эпителия связаны с помощью простого щелевого контакта.

2. Соединение типа «замка» представляет собой впячивание плазматической мембраны одной клетки в другую. На срезе такой тип контакта напоминает плотный шов (рис. 22).

3. Наиболее прочными межклеточными контактами являются *десмосомы* (см. рис. 20), в которых мембраны соседних клеток «сшиты» пучками поперечных волокон, проникающих глубоко в их цитоплазму.

Известны примеры межклеточных контактов, структура которых предполагает использование специальных посредников — *медиаторов*. Наиболее хорошо изучены контакты между различными нервными клетками или между клетками разной природы, например нервными и мышечными. Контакты обоих типов (их называют *синапсами*) обеспечивают возможность общения клеток на электрическом и химическом «языке». Через синапсы передаются электрические и химические сигналы, несущие информацию о необходимом поведении руководимых нервными клетками органов и тканей.

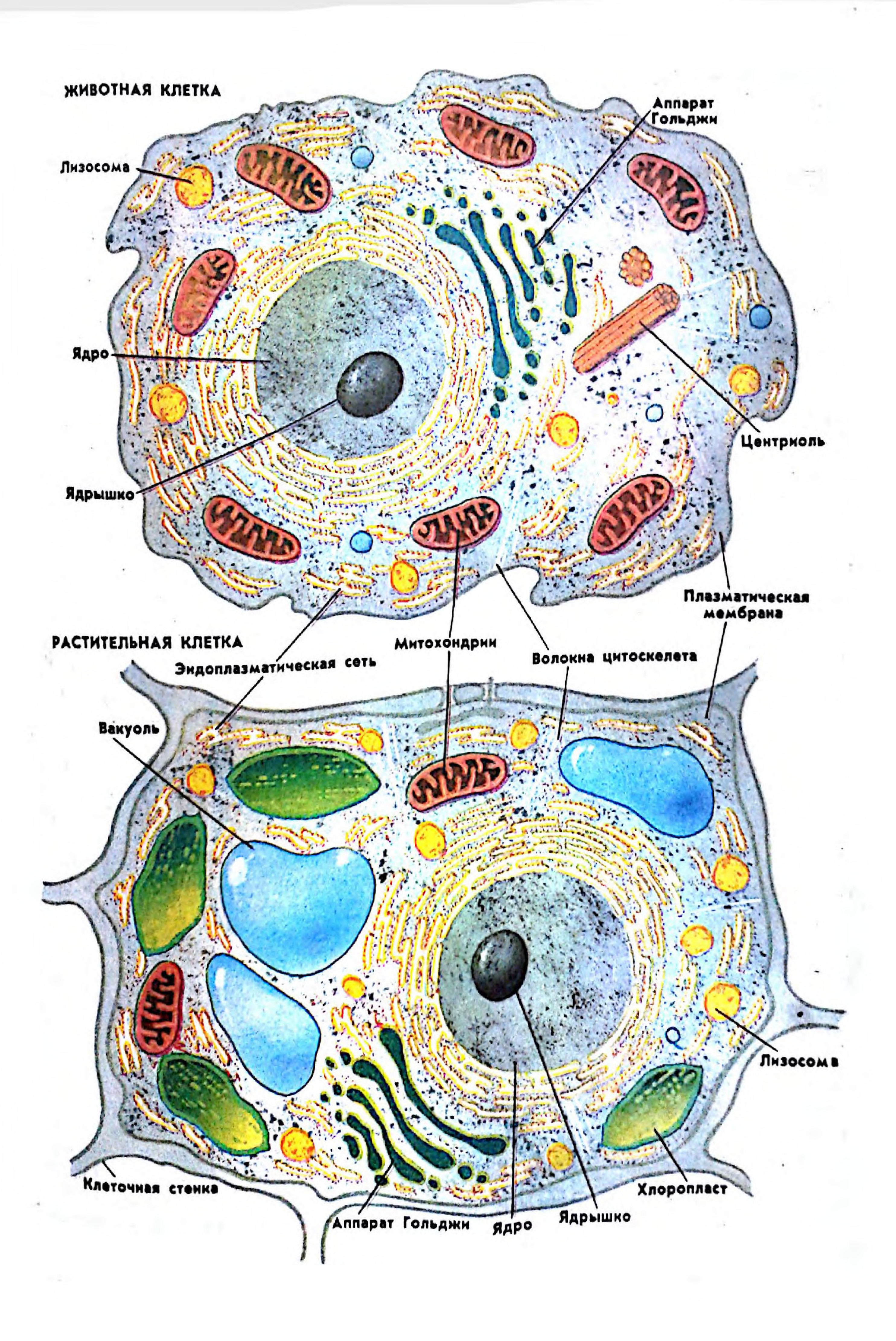
При любом виде передачи информации в основе функционирования синапса лежат межмембранные связи.

У растений, в отличие от животных, почти все клетки имеют клеточную стенку, лежащую кнаружи от плазмалеммы (рис. 23). Клеточные стенки состоят из целлюлозы — полисахарида, мономером которого является простой сахар глюкоза. Жесткий каркас растения, составленный из клеточных стенок, во многих местах пронизан каналами, по которым цитоплазма одной клетки соединяется с цитоплазмой соседних клеток.

Большинство бактерий тоже окружены плотной клеточной стенкой, в состав которой входят вещества, характерные исключительно для мира бактерий.

? 1. Биологические мембраны — важный фактор целостности клетки и субклеточных

Рис. 23. Сравнительная характеристика строения животной и растительной клеток ▶


ЖИВОТНАЯ КЛЕТКА
Аппарат Гольджи
Лизосома
Ядро
Центриоль
Ядрышко
Плазматическая мембрана
РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА
Митохондрии
Волокна цитоскелета
Эндоплазматическая сеть
Вакуоль
Лизосома
Клеточная стенка
Хлоропласт
Аппарат Гольджи
Ядро
Ядрышко

образований. Как вы понимаете это утверждение?

2. В чем выражается коммуникационная функция мембран? Какую роль она играет в пластическом, энергетическом и информационном обменах клетки с окружающей средой?

3. Подумайте над тем, как создать относительно простые и поддающиеся контролю модельные системы, которые позволяют имитировать и исследовать реальные системы мембран.

4. Методы каких наук и на каких этапах использовались и могут быть использованы при изучении строения и функций биологических мембран?

5. В чем может выражаться участие мембран в передаче межклеточной информации?

6. Как может помочь медицине знание строения биологической мембраны, механизмов ее функционирования, понимание ее роли в клетке и организме? Какие вы видите перспективы развития мембранологии? Что она может дать для практической деятельности человека?

§ 9. Мембранные органеллы клетки

Ядро — Вакуолярная система — Митохондрии — Пластиды

Мембранные органеллы клетки представляют собой отдельные или связанные друг с другом отсеки, содержимое которых отделено мембраной от цитозоля.

Ядро. Ядро — самая крупная органелла эукариотической клетки, обычно в диаметре от 3 до 10 мкм. В ядре находятся молекулы ДНК, в которых хранится информация в подавляющем большинстве признаков клетки и организма в целом. ДНК образуют *комплексы с гистонами-белками*, содержащими большое количество лизина и аргинина. Такие комплексы — *хромосомы* — видны в световой микроскоп в период делений клетки. В неделящейся клетке хромосомы не видны — нити ДНК вытянуты и очень тонки. (Подробно о хромосомах вы прочтете в § 19.)

Содержимое ядра отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой, состоящей из двух близко расположенных друг к другу мембран. Каждая мембрана толщиной 8 нм, расстояние между ними ~30 нм. Через определенные интервалы обе мембраны сливаются друг с другом, образуя отверстия с диаметром 70 нм — *ядерные поры* (рис. 24). Число пор непостоянно, оно зависит от размеров ядер и их функциональной активности. Например, в крупных ядрах половых клеток может быть до 10^6 пор. Через поры происходит обмен различными веществами между ядром и цитоплазмой. Из ядра выходят молекулы и-РНК и т-РНК, участвующие в синтезе различных белков. В ядро проходят белки, взаимодействующие с молекулами ДНК. В ядре собираются рибосомы из рисобомных РНК, образующихся в ядре, и рибосомных белков, синтезирующихся в цитоплазме. Место сборки рибосом под микроскопом выглядит как округлое тельце диаметром около 1 мкм. Оно называется *ядрышком*. В ядре может быть одно или несколько ядрышек.

Ядерный сок, или *кариоплазма* (греч. káryon — орех, ядро ореха), в виде бесструктурной массы окружает хромосомы и ядрышки. Вязкость кариоплазмы примерно такая же, как и гиалоплазмы, а кислотность выше. В ядерном соке содержатся белки и различные РНК. Под электронным

Нити ДНК

Ядерные поры

Оболочка ядра

Внутренняя мембрана

Наружная мембрана

Ядрышко

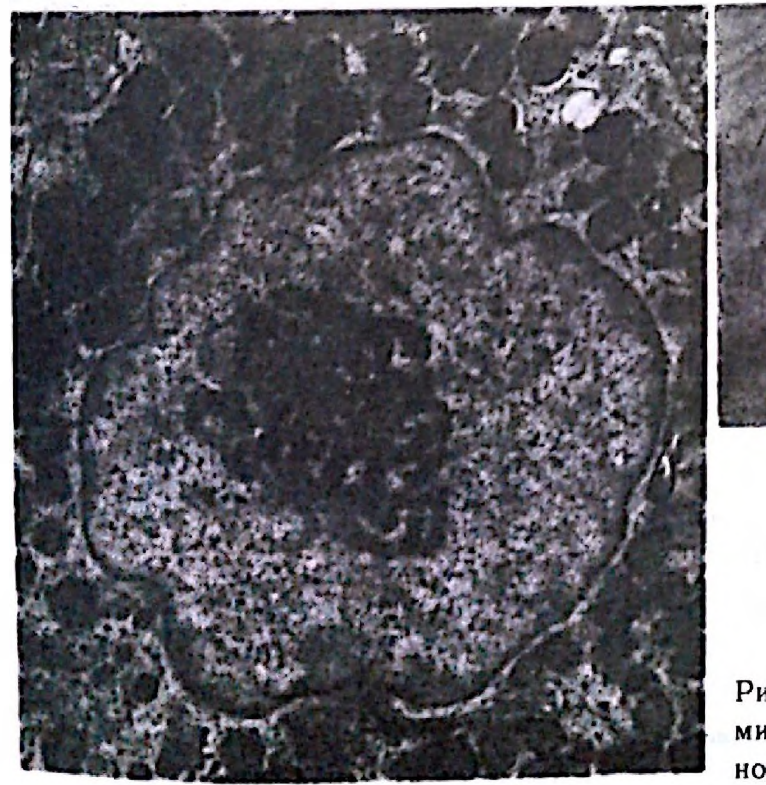




Рис. 24. Строение ядра (схема и электронная микрофотография ядра (с ядрышком) и ядерной оболочки)

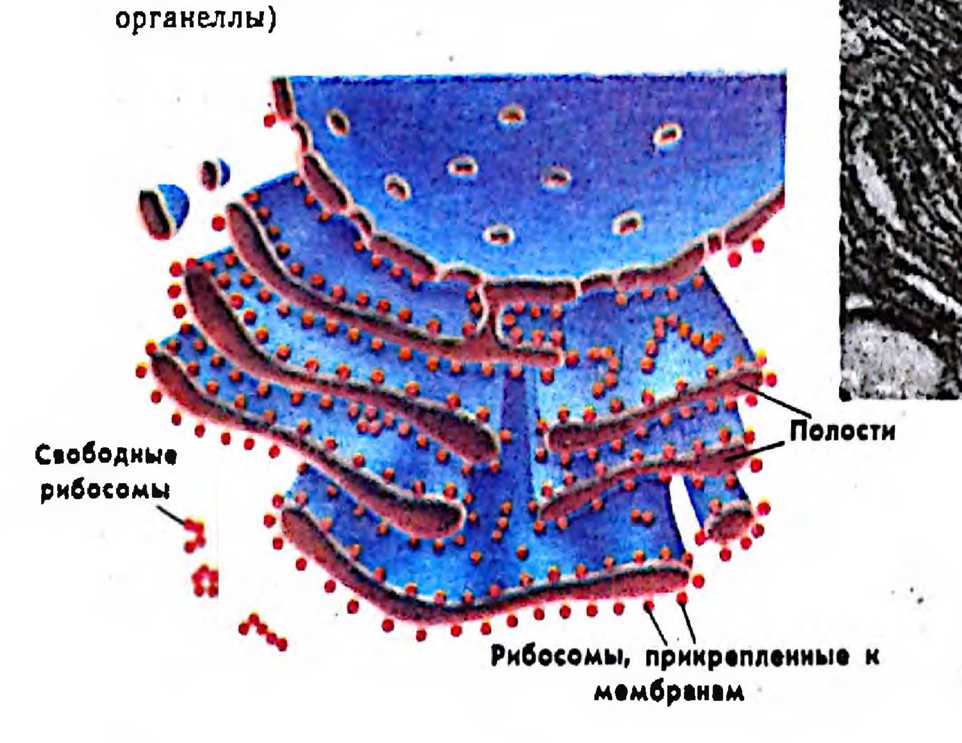
микроскопом видно большое количество гранул — это транзитные рибосомы, идущие из ядра в цитоплазму.

Вакуолярная система. Готовые рибосомы, пройдя через поры в ядерной оболочке, попадают на мембраны *эндоплазматической сети* (ЭПС). ЭПС — это система соединенных между собой канальцев и полостей различной формы и величины. Их стенки представляют собой мембраны, контактирующие со всеми органеллами клетки. Образуя непрерывную структуру с наружной ядерной мембраной, мембраны ЭПС служат местом прикрепления выходящих из ядра рибосом.

Так называемая *шероховатая* ЭПС выглядит как система плоских слоев, наружная сторона которых покрыта рибосомами (рис. 25). Рибосомы — это немембранные органеллы, имеющие диаметр 20 нм. На рибосомах осуществляется синтез белков (см. § 16). Белки, синтезируясь на связанных с ЭПС рибосомах, проходят через мембрану внутрь полостей и по каналам ЭПС транспортируются к различным клеточным органеллам. Часть ЭПС, не содержащая прикрепленных рибосом, называется гладкой эндоплазматической сетью. В мембранах гладкой ЭПС находятся ферменты синтеза и расщепления углеводов и липидов. Таким образом, *ЭПС представляет собой структурно-функциональную систему, осуществляющую обмен и перемещение веществ внутри клетки.*

Часть образуемых в клетке белков, углеводов и липидов по каналам ЭПС поступают в специализированную органеллу, называемую *аппаратом Гольджи.* Аппарат Гольджи состоит из окруженных мембранами полостей, уложенных в стопку, в которых происходит сортировка и упаковка поступивших макромолекул (рис. 26). Вещества, необходимые клетке для внутреннего потребления, накапливаются в мелких мембранных пузырьках (50 нм), отпочковывающихся от полостей аппарата Гольджи, и разносятся по цитоплазме. Вещества, произведенные клеткой «на экспорт», получают в аппарате

Рис. 25. Строение эндоплазматической сети (схема и электронная микрофотография этой органеллы)



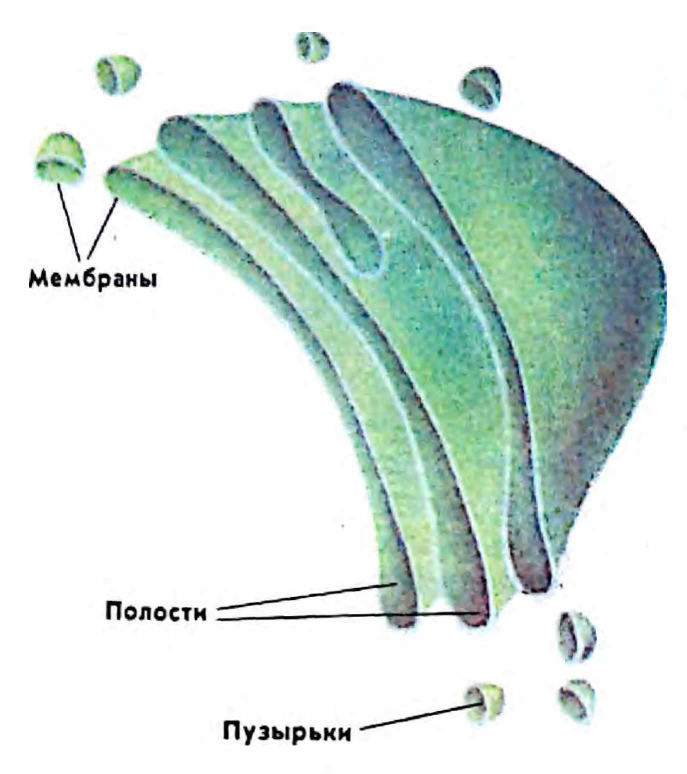




Рис. 26. Схема строения и микрофотография аппарата Гольджи

Гольджи «удостоверение» в виде присоединенных к ним полисахаридов и в таком виде выводятся из клетки. Наиболее крупные (до 10 мкм) аппараты Гольджи обнаружены в клетках желез внутренней секреции. В них производятся гормоны, которые попадают в кровяное русло и разносятся ко всем клеткам тела. «Удостоверение», полученное в аппарате Гольджи, позволяет гормону дойти до адресата, а не быть уничтоженным по дороге за «контрабанду».

Еще одна функция аппарата Гольджи — участие в образовании *лизосом*. Лизосомы — это самые мелкие из мембранных органелл клетки; они представляют собой пузырьки диаметром 0,5 мкм, содержащие гидролитические ферменты, способные расщеплять белки, углеводы, жиры и нуклеиновые кислоты. Лизосомы участвуют в расщеплении «старых» частей клетки, целых клеток и отдельных органов. Например, при развитии лягушки хвост головастиков «растворяется» благодаря действию лизосом. В лизосомах существуют системы защиты их от самопереваривания. При фагоцитозе лизосомы сливаются с мембраной фагоцитарного пузырька, и гидролитические ферменты переваривают поступившую в клетку пищу.

Пиноцитозные пузырьки доставляют капли жидкости к *вакуолям* — мебранным органеллам, которые являются резервуарами воды и растворенных в ней соединений. В растительных клетках на долю вакуолей приходится до 90% объема. Они поддерживают тургорное давление и поставляют молекулы воды, необходимые для фотосинтеза. Животные клетки имеют временные вакуоли, занимающие не более 5% их объема.

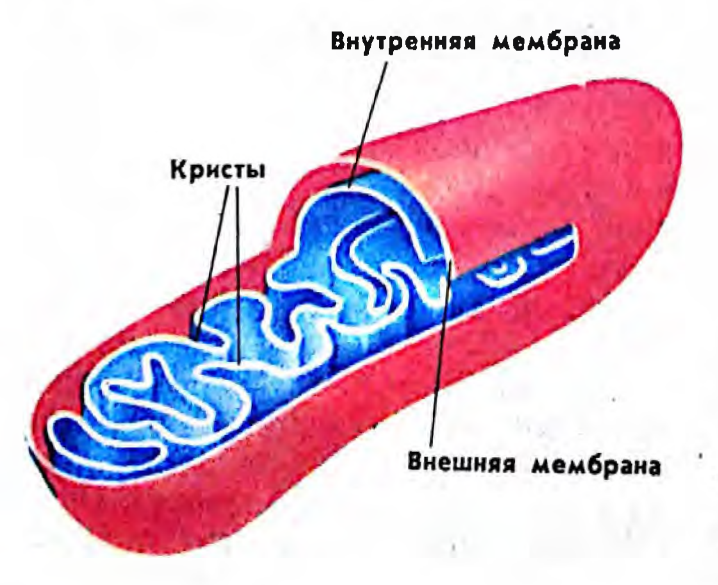
Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и вакуоли образуют единую *вакуолярную систему клетки*, отдельные элементы которой могут переходить друг в друга

при перестройке и изменении функции мембран.

Митохондрии. Эукариотические клетки содержат «энергетические станции» — *митохондрии*. Эти палочковидные, нитевидные или шаровидные органеллы с диаметром около 1 мкм и длиной около 7 мкм имеют наружную гладкую мембрану и внутреннюю мембрану, образующую многочисленные складки — *кристы* (рис. 27). В кристы встроены ферменты, участвующие в преобразовании энергии питательных веществ, поступающих в клетку извне, в энергию молекул АТФ. АТФ — «универсальная валюта», которой клетки расплачиваются за все свои энергетические расходы. Складчатость внутренней мембраны увеличивает поверхность, на которой размещаются ферменты, синтезирующие АТФ. Количество крист в митохондрии и количество самих митохондрий в клетке тем больше, чем больше энергетических трат осуществляет данная клетка. В летательных мышцах насекомых каждая клетка содержит несколько тысяч митохондрий. Меняется их количество и в процессе индивидуального развития (онтогенеза): в молодых эмбриональных клетках они более многочисленны, чем в клетках стареющих. Обычно митохондрии скапливаются вблизи тех участков цитоплазмы, где возникает потребность в АТФ, образующейся в митохондриях.

Тонкое строение митохондрий было выявлено с помощью электронного микроскопа. Митохондрии ограничены двумя мембранами — *внешней* и *внутренней*. Толщина их около 8 нм. Между мембранами имеется пространство шириной около 10—20 нм. Характерная черта внутренней мембраны — способность образовывать выпячивания. Они имеют вид плоских гребней — *крист*. Расстояние между мембранами в кристе составляет около 10—20 нм. У простейших, одноклеточных водорослей в некоторых клетках растений и животных выросты внутренней мембраны имеют вид трубочек диаметром около 50 нм. Это так называемые *трубчатые кристы*.

Внутреннее пространство митохондрий заполнено гомогенным веществом, носящим название матрикса. Вещество матрикса имеет более плотную консистенцию, чем окружающая митохондрию гиалоплазма. В матриксе выявляются тонкие нити ДНК и РНК, а также митохондриальные рибосомы, на которых синтезиру-



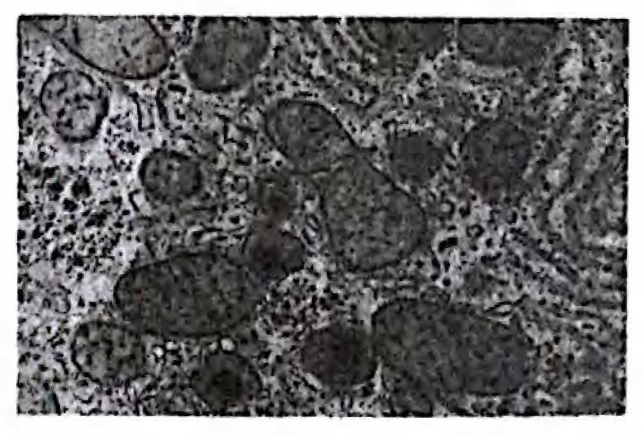


Рис. 27. Схема строения и электронная микрофотография митохондрий

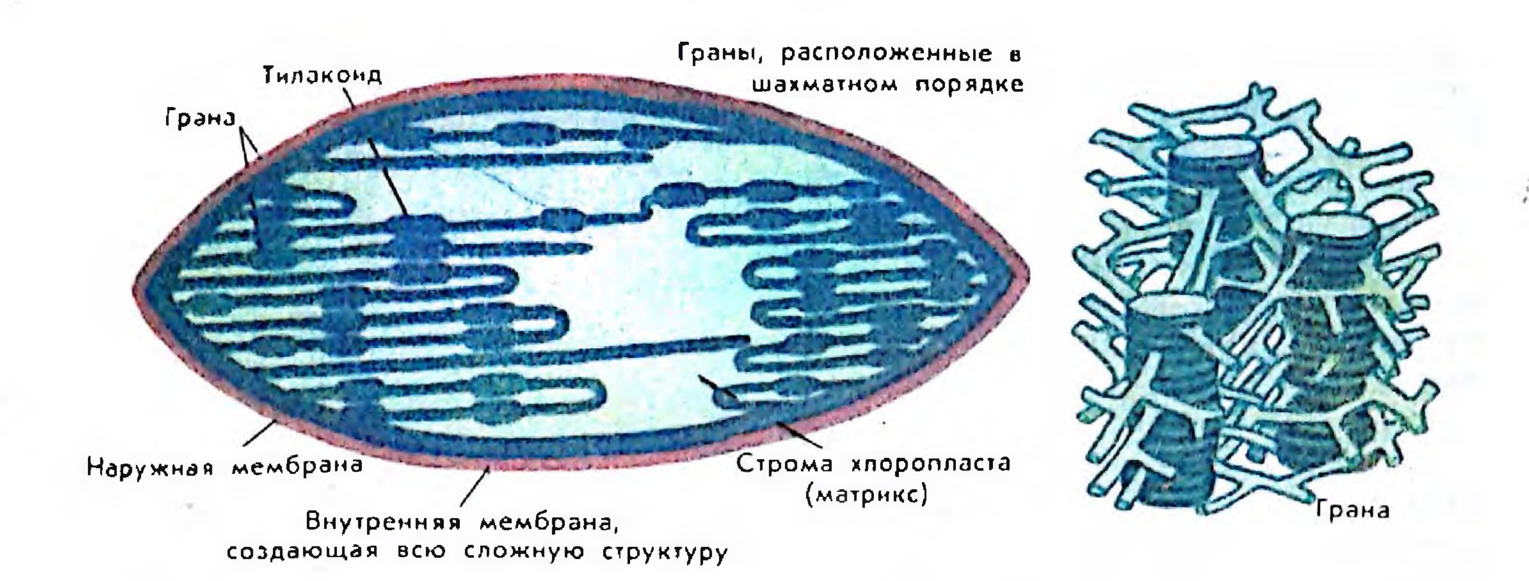


Рис. 28. Схема строения хлоропласта и его внутренняя структура (*справа*)

ются некоторые митохондриальные белки.

С помощью электронного микроскопа на внутренней мембране и кристах со стороны матрикса можно увидеть грибовидные образования — АТФ-сомы. Их может быть до 400 на 1 мкм. Они являются ферментами, образующими молекулы АТФ.

Пластиды. Только в растительных клетках присутствуют пластиды. Эти мембранные органеллы в зависимости от окраски можно разделить на лейко-, хромо- и хлоропласты. Бесцветные *лейкопласты* находятся в неосвещенных частях растения. Например, в клубнях картофеля лейкопласты накапливают зерна крахмала.

Хромопласты — цветные (не зеленые) пластиды, располагаются в клетках различных частей растения: в цветках, плодах, стеблях, листьях. Именно хромопласты обеспечивают желтую, красную, оранжевую окраску этих частей и создают зрительную приманку для животных, способствуя тем самым опылению цветков и распространению семян.

Зеленые *хлоропласты* способны переходить в хромопласты, поэтому осенью листья желтеют или краснеют, зеленые помидоры краснеют при созревании. Позеленение клубней картофеля свидетельствует о переходе лейкопластов в хлоропласты. Основная функция хлоропластов — фотосинтез, т. е. синтез органических соединений благодаря энергии солнечного света, преобразованной в энергию молекул АТФ. Хлоропласты высших растений имеют размеры 5—10 мкм и по форме напоминают двояковыпуклую линзу. Под наружной гладкой мембраной располагается складчатая внутренняя мембрана. Между складками можно видеть пузырьки — *тилакоиды,* уложенные в стопку — *грану.* В каждом хлоропласте около 50 гран, расположенных в шахматном порядке (рис. 28). Такое расположение обеспечивает максимальную освещенность каждой граны.

В мембраны, формирующие тилакоиды, встроены пигменты, улавливающие солнечный свет, и ферменты, синтезирующие АТФ. В *матриксе* (внутренней среде) хлоропластов находятся ферменты, синтезирующие органические соединения с использованием энергии АТФ. В клетке высших растений содержится около 40 хлоропластов. Как и митохондрии,

хлоропласты содержат собственную ДНК и рибосомы. Они способны к автономному размножению, не зависящему от деления клетки. Размеры и форма митохондрий и хлоропластов, наличие в их матриксе кольцевых двухцепочных ДНК и собственных рибосом делают эти органеллы похожими на бактериальные клетки.

Существует теория симбиотического происхождения эукариотической клетки, согласно которой предки современных митохондрий и хлоропластов были когда-то самостоятельными прокариотическими организмами.

?

1. Анализируя структурный и химический состав ядра, сделайте предположение о том, в каких клеточных процессах оно может принимать участие.

2. Каким образом в строении ЭПС получили отражение ее функции?

3. В клетках каких тканей и органов в наибольшей степени будет развит аппарат Гольджи? Как это связано с его функциями и строением?

4. Какими особенностями строения, функционирования обладают митохондрии и хлоропласты, что свидетельствует об их определенной автономии?

5. Сравните строение митохондрий и пластид. Какие черты сходства вы находите, чем это может быть обусловлено?

§ 10. Немембранные компоненты клетки

Опорно-двигательная система клетки — Клеточный центр — Рибосомы — Клеточные включения

Опорно-двигательная система клетки. Клетки способны не только передвигаться с места на место, но и изменять свою форму и взаимоположение органелл. Этими свойствами клетки обязаны развитой сети белковых нитей — *филаментов*, образующих в их цитоплазме опорно-двигательную систему, называемую *цитоскелетом*. Нельзя представлять себе цитоплазму как бесформенную гелеобразную массу, в которой взвешены ядро и другие мембранные органеллы. Цитоскелет заполняет все пространство между ядерной оболочкой и плазмалеммой, он определяет форму клетки и участвует в тех ее функциях, которые связаны с движением, в делении и перемещении самой клетки, во внутриклеточном транспорте органелл и отдельных соединений. Цитоскелет включает в себя микрофиламенты, реснички и жгутики с базальными тельцами, клеточный центр, продуцирующий микротрубочки и центриоли.

Микрофиламенты — это нити диаметром 6 нм, состоящие из глобулярных молекул белка актина, которые в присутствии АТФ соединяются друг с другом в длинные цепи. Эти цепи полярны — они удлиняются с одного конца и укорачиваются при отщеплении актиновых глобул с другого. Сеть микрофиламентов располагается непосредственно под плазмалеммой многих эукариотических клеток. Так, в эритроцитах она прикрепляется к пронзающим мембрану белкам и определяет не только специфическую форму этих клеток, но и гибкость, позволяющую проходить им по самым узким капиллярам. Клетки кишечного эпителия имеют около 1000 микроворсинок, увеличивающих всасывающую поверхность кишечника. В каждой микроворсинке содержится транспортная система, обеспечивающая проникновение питательных веществ в клетку. Эта



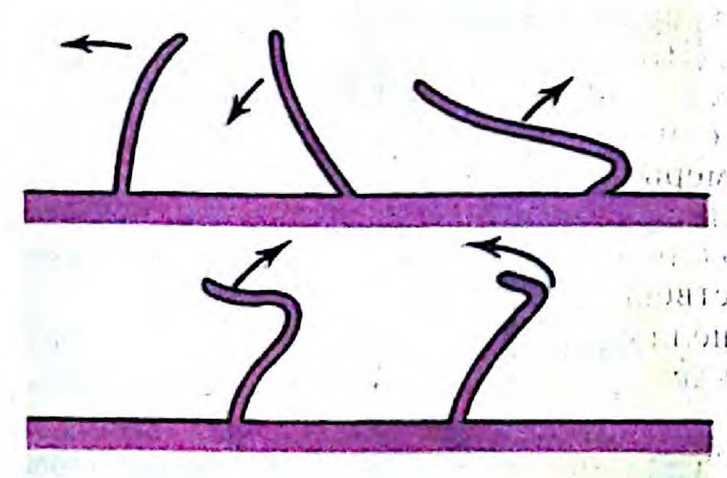


Рис. 29. Движение ресничек на поверхности эукариотической клетки:
слева — микрофотография движения ресничек, *справа* — схема движения отдельной реснички

система представляет собой пучок микрофиламентов, связанных как с пронзающими плазмалемму белками, так и с горизонтальной сетью микрофиламентов (см. рис. 20). Таким образом, пучок микрофиламентов выполняет также и функцию арматурного стержня, придающего устойчивость микроворсинке.

Реснички и *жгутики* — это выступающие из клетки органеллы, имеющие диаметр около 0,25 мкм и содержащие в середине пучок параллельно расположенных микротрубочек. Главная функция этих органелл состоит в передвижении самих клеток или в продвижении вдоль клеток окружающей их жидкости и частиц. Реснички и жгутики имеются на поверхности клеток многих типов и встречаются у большинства животных и некоторых растений. У человека множество ресничек имеют клетки эпителия бронхов (до 10^9 на 1 $см^2$). Они заставляют постоянно двигаться вверх слой слизи с частицами пыли и остатками отмерших клеток. С помощью ресничек клеток яйцевода яйцеклетки продвигаются по нему. Жгутики отличаются от ресничек лишь длиной. Так, сперматозоиды млекопитающих имеют по одному жгутику длиной до 100 мкм. Обычно реснички короче жгутиков более чем в 10 раз. Тысячи ресничек одной клетки движутся координированно, образуя на поверхности плазмалеммы бегущие волны (рис. 29). Каждая ресничка работает подобно хлысту: удар вперед, при котором ресничка полностью выпрямляется и передает в окружающую жидкость максимальное усилие, проталкивая ее, а затем, изгибаясь, чтобы уменьшить сопротивление среды, она возвращается в исходное положение (рис. 30).

На всю длину реснички или жгутика тянутся *микротрубочки* — полые белковые цилиндры с внешним диаметром 25 нм. Микротрубочки, как и микрофиламенты, полярны, они удлиняются с одного конца вследствие полимеризации глобулярного белка. В ресничках и жгутиках они располагаются по системе 9+2; девять двойных микротрубочек (дублетов) образуют стенку цилиндра, в центре которого находятся две одиночные микротрубочки (рис. 31). Дублеты способны скользить друг относительно друга, что заставляет ресничку или жгутик изгибаться. Эти органеллы «заякорены» в цитоплазме *базальными тельцами*, внут-

риклеточными структурами, лежащими в основании ресничек и жгутиков и служащими для них опорой. Каждая из них представляет собой цилиндр, образованный девятью тройками микротрубочек. В центре базального тельца микротрубочек нет (рис. 31).

Клеточный центр. Подобно базальным тельцам устроены и *центриоли*. Каждая центриоль — это цилиндр (длиной 0,3 мкм и диаметром 0,1 мкм), по окружности которого располагается девять триплетов микротрубочек. Центриоли образуют пары, члены которых расположены под прямым углом друг к другу. Центриоли находятся в середине центра организации микротрубочек, называемого *клеточным центром* (рис. 32). Не во всех клетках, имеющих клеточный центр, обнаружены центриоли. Нет их у высших растений.

Клеточный центр играет ключевую роль в организации цитоскелета: многочисленные цитоплазматические микротрубочки расходятся во все

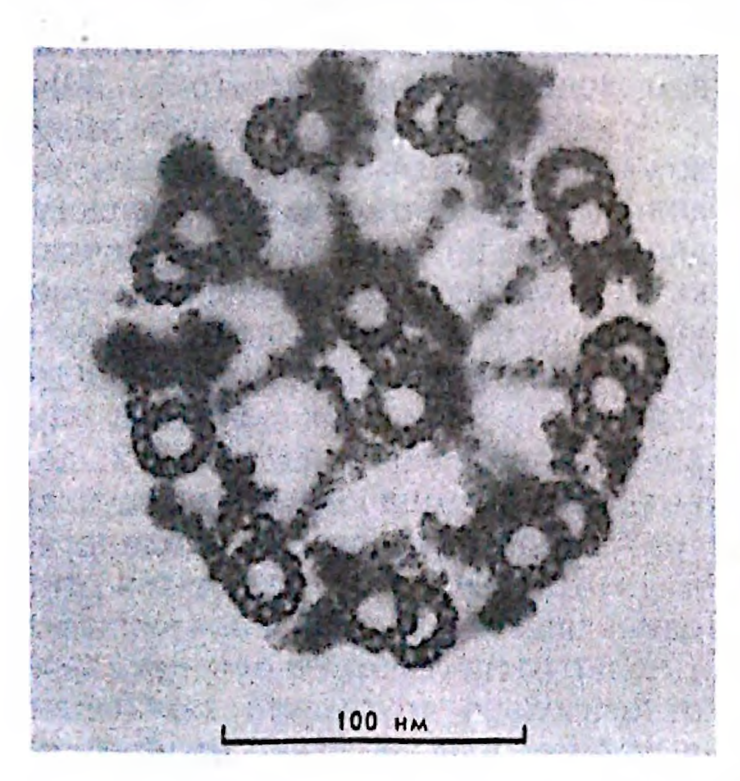
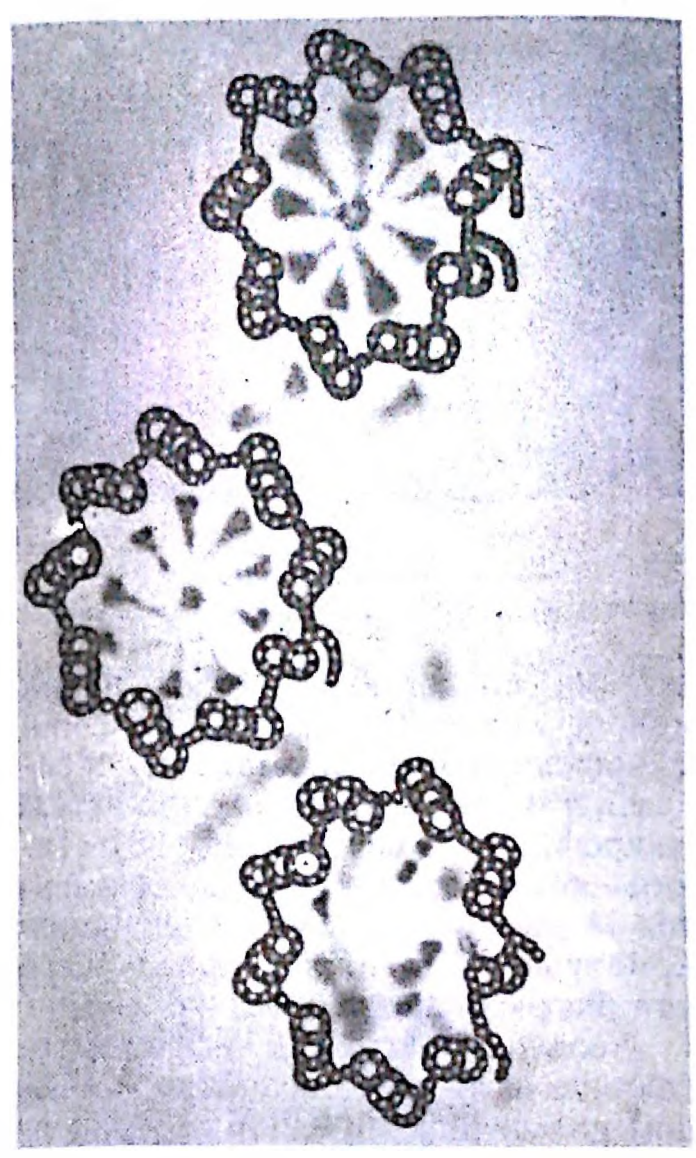


Рис. 30. Поперечный срез жгутика одноклеточной зеленой водоросли



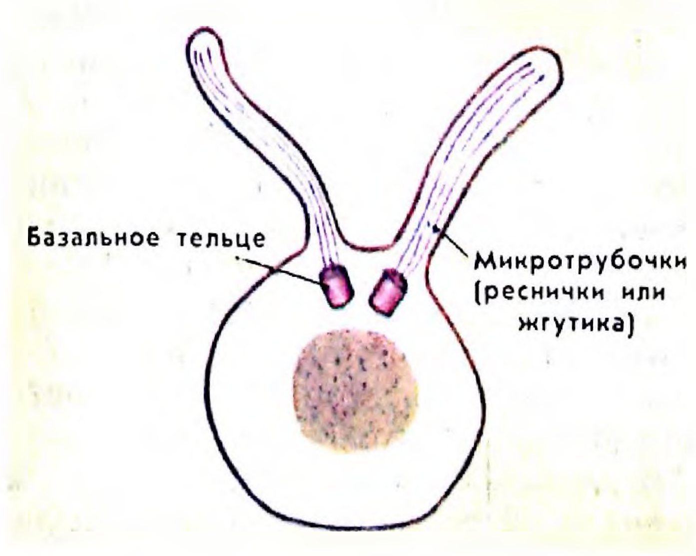
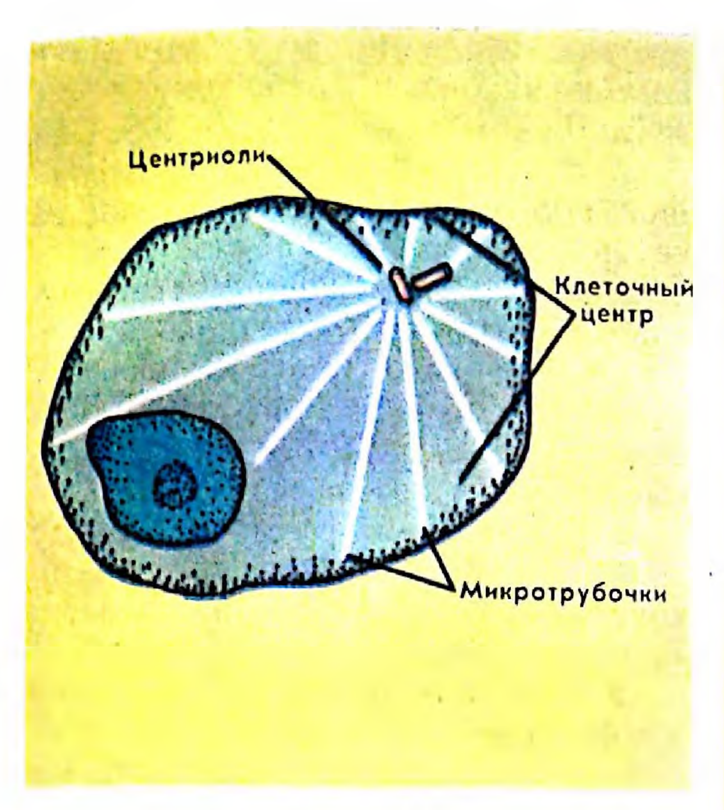


Рис. 31. Строение базального тельца:

вверху — электронная микрофотография поперечного среза базальных телец; *внизу* — схема связи базальных телец с микротрубочками ресничек или жгутиков



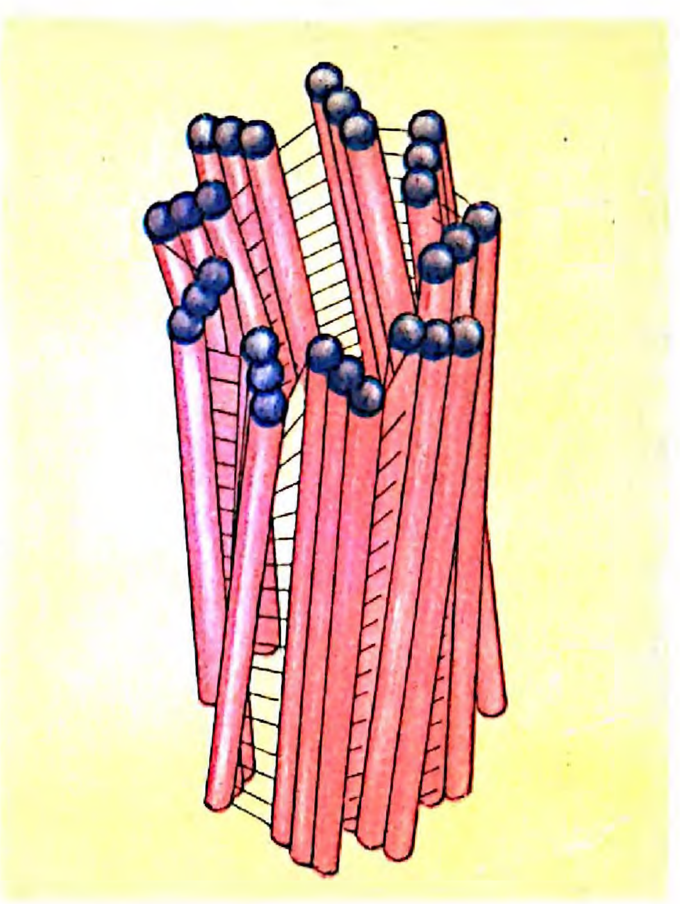


Рис. 32. Схема строения клеточного центра (*слева*) и центриоли

стороны именно из этой области. Они определяют геометрию клетки, действуя как своего рода рельсы, ориентирующие перемещение различных органелл. Так, перед делением клетки члены пары центриолей расходятся к противоположным полюсам, и возле каждой из них возникает дочерняя центриоль. От центриолей, расположенных на полюсах клетки, протягиваются параллельные друг другу микротрубочки. Они образуют так называемое *митотическое веретено*, которое обеспечивает равноценное распределение генетического материала между дочерними клетками. Часть нитей митотического веретена прикрепляется к хромосомам (рис. 33).

Таким образом, цитоскелет играет роль структурного организатора цитоплазмы, связывая различные органеллы клетки, он обеспечивает изменение формы клетки и разнообразные виды движения.

Рибосомы — немембранные органеллы, на которых происходит синтез белка в клетке. Они представляют собой сферические структуры с диаметром около 20 нм. Эти самые мелкие клеточные органеллы устроены чрезвычайно сложно. Ни одна молекула, входящая в состав рибосом, не повторяется дважды. Лучше других изучены рибосомы бактерии E. coli (кишечной палочки).

Каждая рибосома состоит из большой и малой субчастиц (рис. 34). Они названы соответственно 50S- и 30S-субчастицами. S — коэффициент седиментации (лат. sedimentum — осадок), он зависит от молекулярной массы и пространственной конформации частицы, осаждаемой при центрифугировании. Коэффициент седиментации бактериальной рибосомы равен 70S (нельзя механически складывать 30S и 50S, так как конформация ассоциированной рибосомы отличается от конформации каждой

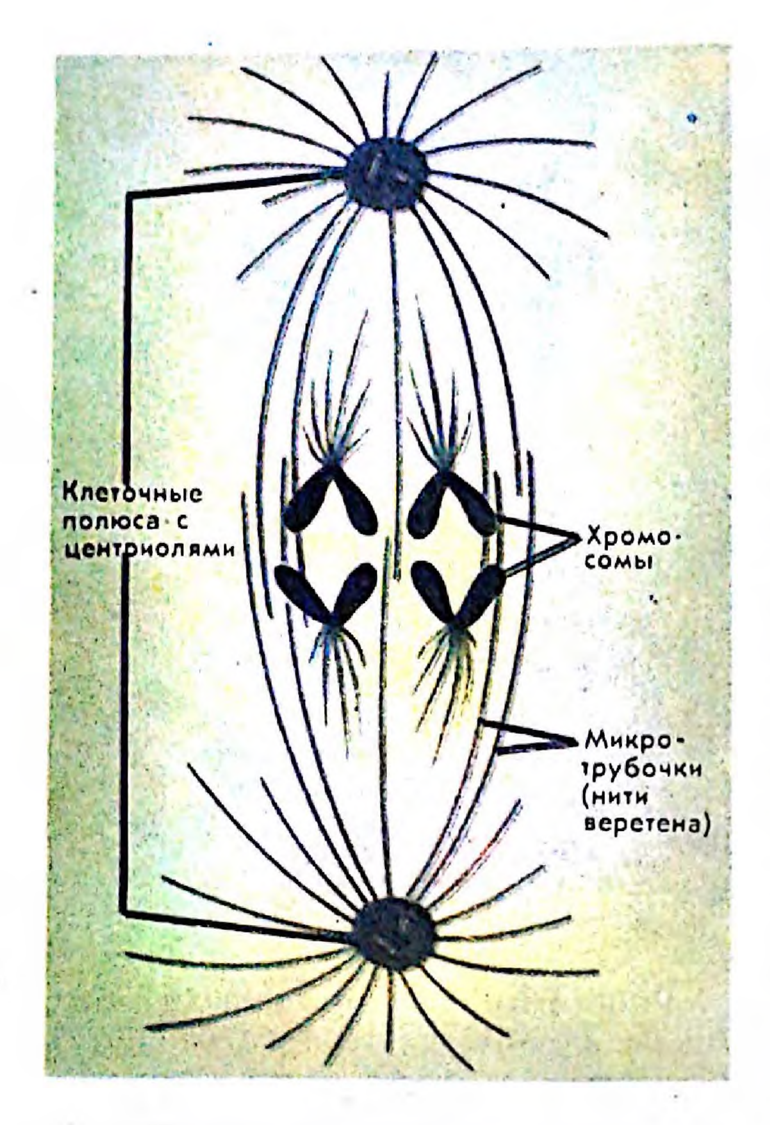


Рис. 33. Схема строения митотического веретена в клетке животного

субчастицы). 30S-субчастица содержит 21 белок и одну молекулу 16S рибосомной РНК. В состав 50S-субчастицы входят 34 молекулы белка и две молекулы рибосомных РНК (23S и 5S).

В цитоплазме эукариотических клеток находятся рибосомы с коэффициентом седиментации 80S. Они состоят из двух субчастиц — большой 60S и малой 40S, каждая из которых содержит большее количество разных белков, чем соответствующие субчастицы бактериальных рибосом. В митохондриях и хлоропластах тоже содержатся рибосомы. Они больше похожи на 70S бактериальные рибосомы, чем на 80S цитоплазматические рибосомы эукариот. Между синтезом белка в бактериях, митохондриях и хлоропластах имеется много общего.

Клеточные включения. Помимо мембранных и немембранных органелл в клетках могут быть клеточные включения, представляющие собой непостоянные образования, то возникающие, то исчезающие в процессе жизнедеятельности клетки. Основное место локализации включений — цитоплазма, но иногда они встречаются и в ядре.

По характеру все включения — это продукты клеточного метаболизма. Они накапливаются главным образом в форме гранул, капель и кристаллов. Химический состав включений очень разнообразен. Липоиды обычно откладываются в клетке в виде мелких капель. Большое количество жировых капель встреча-

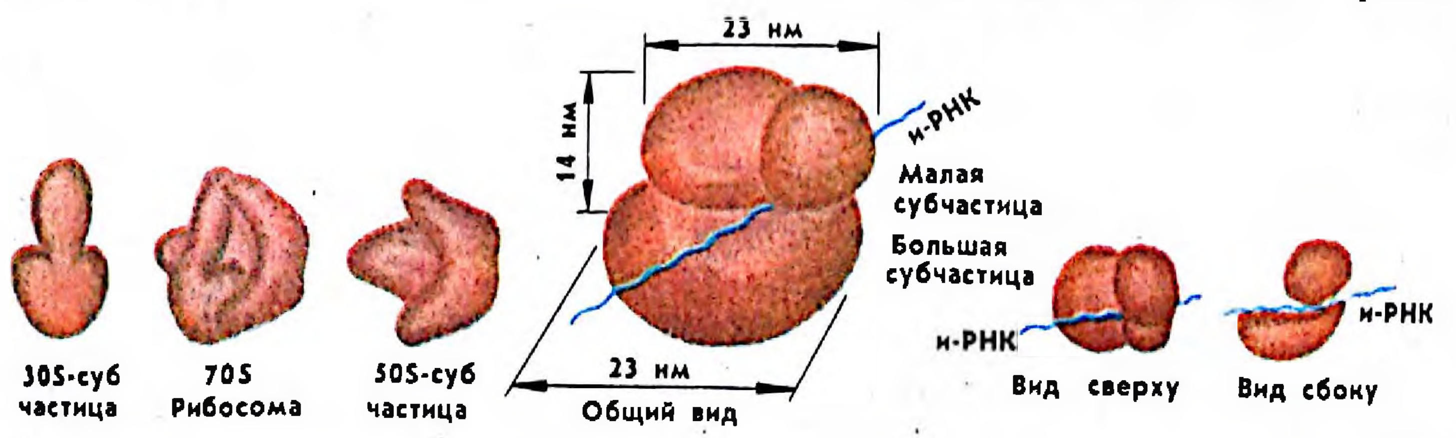


Рис. 34. Строение рибосомы прокариотической клетки (бактерии, *слева*) и эукариотической клетки (рибосомы клеток печени, *справа*)

ется в цитоплазме ряда простейших, например инфузорий. У млекопитающих жировые капли находятся в специализированных жировых клетках, в соединительной ткани. Часто значительное количество жировых включений откладывается в результате патологических процессов, например при жировом перерождении печени. Капли жира встречаются в клетках практически всех растительных тканей, очень много жира содержится в семенах некоторых растений.

Включения полисахаридов имеют чаще всего формулу гранул разнообразных размеров.

У многоклеточных животных и простейших в цитоплазме клеток встречаются отложения гликогена. Гранулы гликогена хорошо видны в световом микроскопе. Особенно велики скопления гликогена в цитоплазме поперечнополосатых мышечных волокон и в клетках печени, в нейронах.

В клетках растений из полисахаридов наиболее часто откладывается крахмал. Он имеет вид гранул различной формы и размеров, причем форма крахмальных гранул специфична для каждого вида растений и для определенных тканей. Отложениями крахмала богата цитоплазма клубней картофеля, зерен злаков; каждая крахмальная гранула состоит их отдельных слоев, а каждый слой, в свою очередь, включает радиально расположенные кристаллы, почти невидимые в световой микроскоп.

Белковые включения встречаются реже, чем жировые и углеводные. Белковыми гранулами богата цитоплазма яйцеклеток, где они имеют форму пластинок, шариков, дисков, палочек. Белковые включения встречаются в цитоплазме клеток печени, клеток простейших и многих других животных.

К клеточным включениям относятся некоторые пигменты, например распространенный в тканях желтый и коричневый пигмент липофусцин, круглые гранулы которого накапливаются в процессе жизнедеятельности клеток, особенно по мере их старения. Сюда же относятся пигменты желтого и красного цвета — липохромы. Они накапливаются в виде мелких капель в клетках коркового вещества надпочечников и в некоторых клетках яичников. Пигмент ретинин входит в состав зрительного пурпура сетчатки глаза. Присутствие некоторых пигментов связано с выполнением этими клетками особых функций. Примерами могут служить красный дыхательный пигмент гемоглобин в эритроцитах крови или пигмент меланин в клетках меланофорах покровных тканей животных.

В качестве включений во многих животных клетках присутствуют гранулы секрета, вырабатываемого в клетках разных типов, в первую очередь в железистых. Секреторные включения могут быть белками, сахаридами, липопротеидами и т. д.

?

1. Клеточный центр считают загадочным компонентом клетки. В чем необычность этого органоида и о чем свидетельствует его сходство в строении с базальным тельцем?

2. Проанализируйте строение клеточного центра. Какие функции мог бы выполнять клеточный органоид с таким строением?

3. Попробуйте составить для себя модель движущейся клетки. Какие ее компоненты будут принимать участие в движении?

4. Какие клетки наиболее подвижны, чем по строению они отличаются от других клеток?

5. В клетках каких тканей встречается наибольшее количество клеточных включений? Как это связано с выполнением функций этими клетками?

6. Какие проблемы медицины связаны с клеточными включениями?

3 Зак. 3064 А. О. Рувинский

Глава III. ОБЕСПЕЧЕНИЕ КЛЕТОК ЭНЕРГИЕЙ

Основным источником энергии для всех живых существ, населяющих нашу планету, служит энергия солнечного света, которую используют непосредственно только клетки зеленых растений, одноклеточных водорослей, зеленых и пурпурных бактерий. Эти клетки за счет энергии солнечного света способны синтезировать органические соединения: углеводы, жиры, белки, нуклеиновые кислоты и др. Такой биосинтез, происходящий благодаря энергии света, называют *фотосинтезом*. Зеленый цвет фотосинтезирующих клеток зависит от наличия в них хлорофилла, поглощающего свет в красной и синей частях спектра и пропускающего лучи, которые дают при смешении зеленый цвет. Имеются и иные светопоглощающие пигменты, которые придают некоторым водорослям и бактериям бурый, красный или пурпурный цвет.

Исходным материалом для фотосинтеза служат углекислый газ атмосферы и вода. Для синтеза органических веществ растения используют только неорганические вещества: азотистые, фосфорные, сернистые соединения. Источником азота служат также молекулы атмосферного азота, который способны фиксировать бактерии, живущие в корневых клубеньках, главным образом бобовых растений. Газообразный азот переходит при этом в состав аммиака —NH_3 и далее входит в состав аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и иных соединений.

Органические вещества, которые образуются в фотосинтезирующих клетках из углекислого газа, воды, азота атмосферы и неорганических солей почвы или водных сред, используются всеми живыми существами нашей планеты, которые не способны к фотосинтезу. В число этих существ входят все животные и человек, живущие благодаря трансформированной растениями энергии солнца. Исключение составляют хемосинтезирующие микроорганизмы, о которых речь будет далее.

Фотосинтезирующие клетки, захватывая углекислый газ из атмосферы, выделяют в нее кислород.

До появления на нашей планете фотосинтезирующих клеток и организмов атмосфера Земли была лишена кислорода. С появлением фотосинтезирующих клеток она стала насыщаться кислородом. Постепенное наполнение атмосферы кислородом привело к появлению клеток с энергетическим аппаратом нового типа. Это были клетки, производящие энергию вследствие окисления органических соединений, главным образом углеводов и жиров, при участии атмосферного кислорода в качестве окислителя.

В результате этого наступил следующий важный этап в развитии жизни на Земле — этап *кислородной*, или *аэробной*, жизни.

Первые клетки, способные использовать энергию солнечного света, возникли, очевидно, около 3 млрд. лет назад. Это были одноклеточные сине-зеленые «водоросли». Окаменелые остатки таких клеток были найдены в слоях сланцев, относящихся к тому периоду в истории Земли, который называют архейской эрой. Потребовалось еще более 1 млрд. лет для насыщения атмосферы Земли кислородом и возникновения аэробных клеток.

Очевидно, что планетарная роль растений и иных фотосинтезирующих

организмов исключительно велика: 1) они трансформируют энергию солнечного света в энергию химических связей органических соединений, которая используется всеми остальными живыми существами нашей планеты; 2) они насыщают атмосферу Земли кислородом, который служит для окисления органических веществ и извлечения этим способом запасенной в них химической энергии аэробными клетками; 3) наконец, определенные виды растений в симбиозе с азотфиксирующими бактериями вводят газообразный азот атмосферы в состав молекул аммиака, его солей и органических азотсодержащих соединений. В почве есть и несимбиотические азотфиксирующие микроорганизмы.

Из всего сказанного следует, что роль зеленых растений в планетарной жизни трудно переоценить. Сохранение и расширение зеленого покрова Земли имеет решающее значение для всех живых существ, населяющих нашу планету. Естественно, что эта задача ложится на человека, на нас с вами, также несущих ответственность за сохранение жизни на Земле.

§ 11. Механизм фотосинтеза. Хемосинтез

Аккумуляторы энергии — Хлоропласты, их роль в фотосинтезе — Световая фаза фотосинтеза — Темновая фаза фотосинтеза — Хемосинтез

Аккумуляторы энергии. За счет энергии света в фотосинтезирующих клетках образуются АТФ и некоторые другие молекулы, играющие роль своеобразных аккумуляторов энергии. Возбужденный светом электрон отдает энергию для фосфорилирования АДФ, при этом образуется АТФ.

Аккумулятором энергии, помимо АТФ, является сложное органическое соединение — никотинамидадениндинуклеотидфосфат, сокращенно НАДФ$^+$ (так обозначают его окисленную форму). Это соединение захватывает возбужденные светом электроны и ион водорода (протон) и восстанавливается в результате этого в НАДФ · Н. (Эти сокращения: НАДФ$^+$ и НАДФ · Н — читаются соответственно как НАДЭФ и НАДЭФ-АШ, последняя буква здесь — символ атома водорода.) На рисунке 35 показано никотинамидное кольцо, несущее богатый энергией водородный атом и электроны.

За счет энергии АТФ и при участии НАДФ · Н происходит восстановление углекислого газа до глюкозы. Все эти сложные процессы происходят в клетках растений в специализированных клеточных органеллах — хлоропластах.

Хлоропласты, их роль в фотосинтезе. Хлоропласты содержатся только в эукариотических (ядерных) клетках зеленых растений. В клетках фотосинтезирующих прокариотов — бактерий фотосинтезирующие системы расположены в пластинчатых структурах — хроматофорах, которые содержат почти те же элементы фотосинтетического аппарата, что и хлоропласты.

Кратко о хлоропластах было рассказано в § 7. Напомним, что хлоропласты имеют шаровидную или дисковидную форму, и размеры их не превышают 10 мкм. Число их в клетках разных видов водорослей и высших растений варьирует от 1 до 40 на клетку. Хлоропласты окружены наружной мембраной, а внутренняя

Восстановленная форма

Окисленная форма

Рис. 35. НАДФ в восстановленной и окисленной формах

мембрана образует уложенные стопками плоские пузырьки — тилакоиды (см. рис. 28). Такие стопки тилакоидов называют *гранами*. В гранах находятся все фотосинтетические структуры. Ферменты, восстанавливающие углекислый газ до глюкозы, находятся в основном в строме, окружающей тилакоиды. Хлоропласты можно изолировать из листьев растений, исследовать в таких хлоропластах фотосинтез и выделить из них компоненты фотосинтезирующих систем. Так была установлена природа поглощающих свет пигментов в составе хлоропластов.

Основной пигмент хлоропластов — хлорофилл — напоминает по строению пигмент красных кровяных клеток человека и животных — *гем*. Основой обеих структур является порфириновое кольцо, в котором четыре пиррольных гетероцикла соединены между собой. В составе хлорофилла четыре атома азота пиррольных колец координированы с атомом магния, а в составе гема — с атомом железа. Подобные гему структуры имеются также в составе цитохромов — переносчиков электронов в хлоропластах и митохондриях. Помимо хлорофилла в хлоропластах клеток разных видов растений и водорослей обнаруживают такие вспомогательные рецепторы световой энергии, как желтые каротиноиды и красные или синие фикобилины.

Световая фаза фотосинтеза. Большая часть солнечной энергии испускается в виде фотонов — квантов видимого света. Энергия света поглощается хлорофиллом и переводит его

в возбужденное состояние. Электрон в составе хлорофилла поглощает квант света определенной длины волны и перемещается на более высокий энергетический уровень этой молекулы. Такой электрон можно сравнить с камнем, поднятым на высоту, который приобретает потенциальную энергию и теряет ее, падая с высоты. Возбужденный электрон, как по ступеням, перемещается по цепи переносчиков электронов. При этом он теряет энергию, которая служит для фосфорилирования АДФ в АТФ и запасания ее в высокоэнергетической связи этого соединения. Часть возбужденных светом электронов используется также для восстановления $НАДФ^+$ в НАДФ · Н.

Под действием солнечного света в хлоропластах происходит также расщепление молекулы воды — *фотолиз*, при этом образуются электроны, которые возмещают потери их хлорофиллом; в качестве побочного продукта при этом образуется кислород. В 1939 г. Роберту Хиллу впервые удалось показать, что в изолированных хлоропластах под действием света, при добавлении акцептора электронов, происходит выделение кислорода. Эта реакция, описываемая приведенным ниже уравнением, получила название реакции Хилла:

$$2H_2O + 2A \xrightarrow{h\nu} 2AH_2 + O_2,$$

где А — акцепторы электронов и протонов (или атомов водорода); такими акцепторами в хлоропластах являются молекулы $НАДФ^+$; $h\nu$ — квант световой энергии (h — постоянная Планка, а ν — частота излучения).

В составе хлоропластов описаны две фотосистемы разного строения и состава: фотосистема I и фотосистема II. На рисунке 36 приведена схема, упрощенно изображающая происходящие в этих двух фотосистемах сложные процессы.

В фотосистеме I имеется реакционный центр, представляющий собой молекулы хлорофилла в комплексе с особым белком. Этот комплекс поглощает красный свет с длиной волны в 700 нм, поэтому его называют *фотохимическим центром* Р700 (буква Р от англ. pigment — пигмент). Под действием света электрон в этом реакционном центре переходит в возбужденное состояние, «перескакивая» на высокий энергетический уровень молекулы хлорофилла. Возбужденный электрон хлорофилла переносится на ферредоксин, который представляет собой содержащий железо белок и является сильным биологическим восстановителем. От ферредоксина высокоэнергетические электроны через фермент — редуктазу ферредоксина переносятся на $НАДФ^+$, восстанавливая его в НАДФ · Н. В молекулах хлорофилла фотосистемы I остаются при этом «дыры» — незаполненные места электронов, перешедших в НАДФ· Н. Эти «дыры» заполняются электронами, которые образуются в фотосистеме II.

В фотосистеме II также имеется реакционный центр — комплекс хлорофилла с белком, который поглощает свет с длиной волны 680 нм (его называют Р680). Под действием света электрон хлорофилла в фотохимическом центре Р680 также переходит в возбужденное состояние и захватывается первым переносчиком в длинной цепи, обозначаемым буквой Z. От этого акцептора электрон спускается по цепи переносчиков «вниз» и в конечном итоге заполняет «дыру», образовавшуюся в хлорофилле фотосистемы I. Таким образом, фотосистема II поставляет электроны для фотосистемы I, которые расходу-

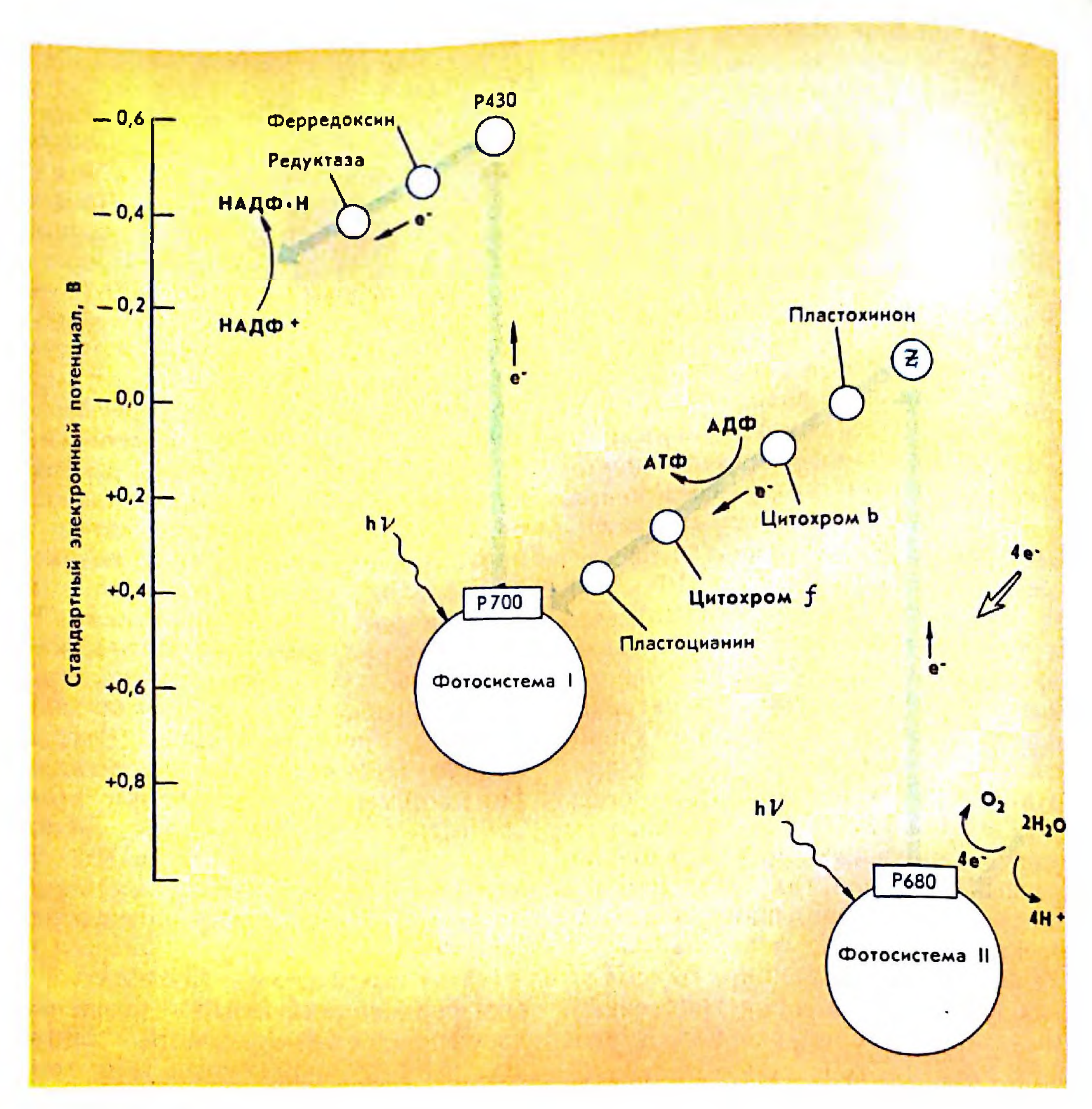


Рис. 36. Схема процессов фотосинтеза.

Кванты света (hν) поглощаются фотосистемой I, возбужденные светом электроны выбрасываются из реакционного центра Р 700 и по цепи переносчиков электронов (Р 430, ферредоксин, редуктаза ферредоксина) переносятся на НАДФ$^+$, восстанавливая его в НАДФ·Н. Возникшая при этом в реакционном центре Р 700 «дырка» заполняется электроном, который возбуждается светом в фотосистеме II, в ее реакционном центре Р 680. Этот возбужденный электрон перемещается по цепи переносчиков (пластохинон, цитохром f, пластоцианин) и заполняет «дырку» в фотосистеме I. По пути «вниз» этот богатый энергией электрон расходует ее на синтез АТФ из АДФ и неорганического фосфата (ФН). «Дырка», возникшая в фотосистеме II, в свою очередь заполняется электронами, которые образуются в результате фотолиза воды ($2H_2O \xrightarrow{h\nu} 4H^+ + 4e^- + O_2$). Это световая фаза фотосинтеза. Обогащенные энергией НАДФ·Н и АТФ используются для синтеза глюкозы в темновой фазе фотосинтеза

ются в ней на восстановление НАДФ$^+$ в НАДФ·Н. Однако это не единственная функция фотосистемы II.

Возбужденные светом электроны фотосистемы II от акцептора Z «перескакивают» вниз по цепи переносчиков, куда входят пластохинон (PQ), цитохром b563, цитохром f, пластоцианин и конечный акцептор — хлорофилл фотосистемы I. На этом пути энергия электрона расходуется на «зарядку» универсального биологического аккумулятора: на фосфорилирование АДФ в богатую энергией АТФ. Таким образом, энергия света запасается в молекулах АТФ и расходуется далее для синтеза углеводов, белков, нуклеиновых кислот и для иных жизненных процессов растений, а через них и иных живых организмов, населяющих нашу планету. Этой же цели служит НАДФ · ·Н, образующийся в фотосистеме I.

Откуда берутся электроны в фотосистеме II для передачи их фотосистеме I? Многочисленные исследования показали, что источником электронов в фотосистеме I является вода. Расщепление молекулы воды — фотолиз происходит благодаря энергии света, катализирует этот процесс марганецсодержащий ферментный комплекс. При этом возникают электроны (e^-), протоны (H^+) и в качестве побочного продукта кислород, который выделяется в атмосферу нашей планеты. Это тот кислород, которым мы дышим и который необходим всем аэробным организмам. Уравнение, изображающее фотолиз воды, выглядит так:

$$2H_2O \rightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$$

Темновая фаза фотосинтеза. В составе хлоропластов имеется фермент, который катализирует соединение молекулы углекислого газа — CO_2 с производным пятиуглеродного сахара — рибозы (напомним, что такой сахар в кольцевой форме содержится в составе рибонуклеотидов, из которых состоят молекулы РНК). Это производное рибозы, дважды фосфорилированное (по первому и пятому гидроксилам), является 1,5-рибулезодифосфатом. Ферментом, который катализирует конденсацию CO_2 с рибулезо-1,5-дифосфатом, является рибулезо-1,5-дифосфаткарбоксилаза. Это весьма сложный фермент, который состоит из восьми больших субъединиц (55 кД) и восьми малых субъединиц (15 кД). Содержание этого фермента в хлоропласте велико — на него приходится около 16% всех хлоропластных белков. Этот фермент начинает превращение неорганического соединения CO_2 в органические соединения — углеводы, в химических связях которых запасается солнечная энергия. В результате присоединения одной молекулы CO_2 к пятиуглеродному рибулезо-1,5-дифосфату (реакция карбоксилирования) образуется шестиуглеродное промежуточное короткоживущее соединение, которое вследствие гидролиза (присоединения молекулы воды) распадается на две трехуглеродные молекулы фосфоглицериновой кислоты.

Группа ферментов катализирует ступенчатое образование из двух таких трехуглеродных молекул одной молекулы шестиуглеродного сахара — фруктозо-6-фосфат, который далее превращается в глюкозу. В свою очередь, глюкоза может ферментативно полимеризоваться в клетках в крахмал, который служит энергетическим резервом, поскольку крахмал ферментативно расщепляется до глюкозы и ее окисляют клетки высших растений, когда действие света прекращается, и прекращается





Клетки



Хлоропласт с гранами



Хлорофилл в гране

ФОТОСИНТЕЗ

СВЕТОВАЯ ФАЗА В ГРАНАХ ХЛОРОПЛАСТА

ТЕМНОВАЯ ФАЗА В СТРОМЕ ХЛОРОПЛАСТА

I Расщепление воды под действием света (фотолиз)

Свет

$h\nu$

O_2

$2H_2O \rightarrow$

HOH

HOH

ē

ē

H

Хлорофилл ē

P

АТФ

АДФ

II Синтез АТФ

Синтез углеводов

CO_2

H

Синтез глюкозы

P

АТФ

АДФ

E

$C_6H_{12}O_6$ (глюкоза)

Молекула-переносчик водорода

$НАДФ^+ \rightarrow НАДФ \cdot H$

фотосинтез. Глюкоза полимеризуется, образуя также молекулы опорных полисахаридов растений — целлюлозу.

Одна молекула гексозы — фруктозо-6-фосфата или глюкозы образуется из шести молекул CO_2. При этом для синтеза молекулы гексозы требуется расходовать 18 молекул АТФ и 12 молекул НАДФ · Н.

Фиксация CO_2 и превращение углерода в углеводы носят циклический характер, так как часть промежуточных углеводов претерпевает процесс конденсации и перестроек до рибулозодифосфата — первичного акцептора CO_2, что обеспечивает непрерывную работу цикла. Впервые этот процесс подробно изучил американский биохимик М. Кальвин, в честь которого и получил название — *цикл Кальвина* (см. с. 74).

Роль световой фазы фотосинтеза сводится к тому, чтобы обеспечить энергией АТФ и восстанавливающим соединением НАДФ · Н биосинтез сахаров. АТФ и НАДФ · Н служат для биосинтеза и множества иных органических соединений в клетке.

На рисунке 37 схематически изображены события, происходящие в световой и темновой фазах фотосинтеза, и связь между ними. Свет нужен только для того, чтобы в хлоропластах шел синтез АТФ и НАДФ · Н. Последующий синтез гексоз может идти и в темноте, для этого энергия солнечного света не нужна. Изолированные хлоропласты под действием света осуществляют фотосинтез — поглощают CO_2, и в них образуется глюкоза. Если прекращали освещать хлоропласты, то приостанавливался и синтез глюкозы. Однако если в среду с хлоропластами добавить АТФ и НАДФ · Н, то синтез глюкозы возобновится и может идти в полной темноте. Опыты показали, что свет действительно нужен только для синтеза АТФ и НАДФ · Н. В этом значение световой фазы фотосинтеза. Темновая фаза фотосинтеза, как понятно теперь, получила свое название благодаря тому, что хотя она идет при освещении, но может происходить и в темноте при условии, что в клетке, в хлоропластах, имеются заготовленные впрок или добавленные извне молекулы АТФ и НАДФ · Н.

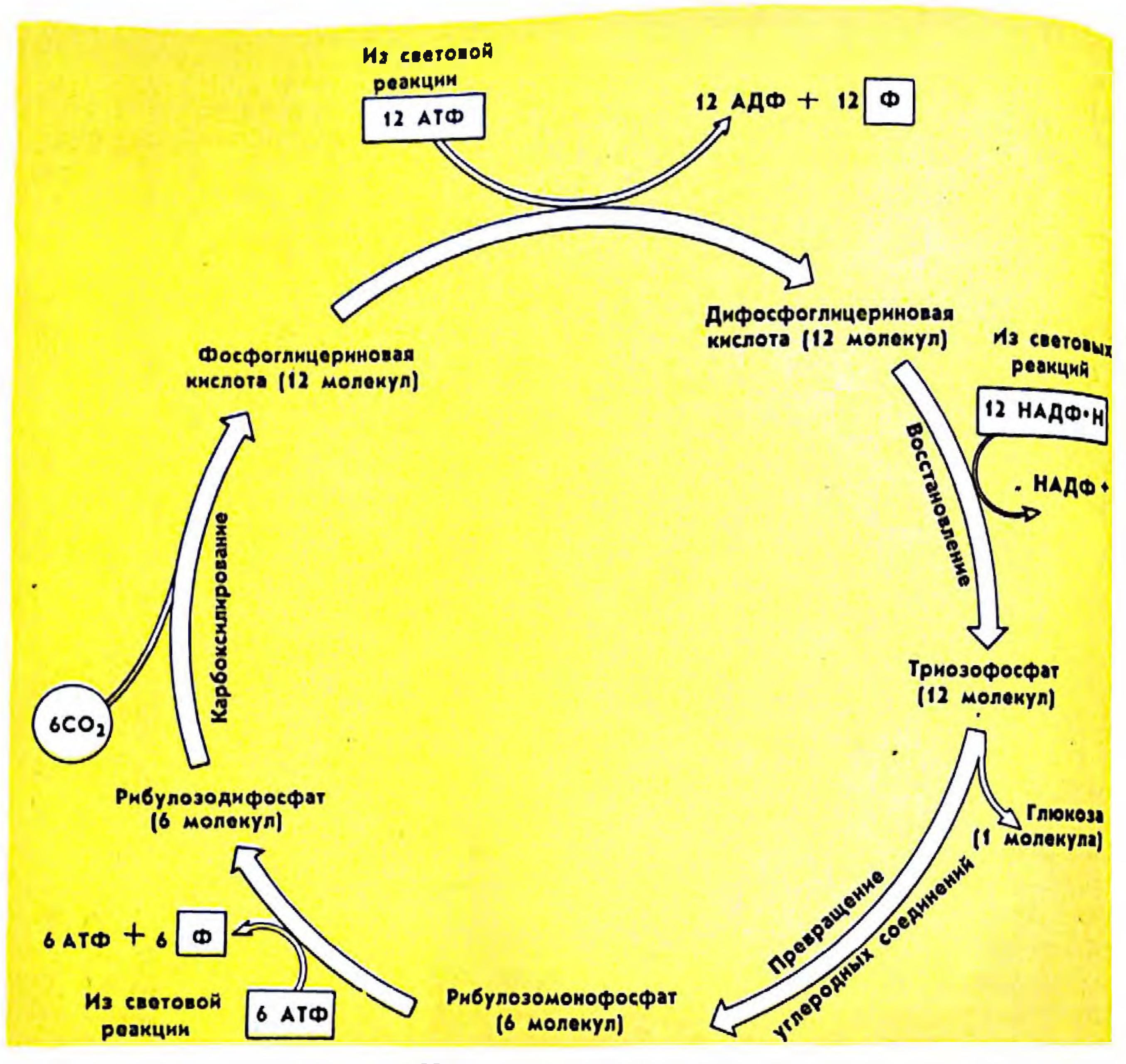
В результате фотосинтеза на Земле образуется 150 млрд. т органического вещества и выделяется около 200 млрд. т свободного кислорода в год. Фотосинтез создал и поддерживает современный состав атмосферы, необходимый для жизни на Земле. Он препятствует увеличению концентрации CO_2 в атмосфере, предотвращая перегрев Земли (парниковый эффект). Созданная фотосинтезом атмосфера защищает живое от губи-

◀

Рис. 37. Схематическое изображение световой и темновой фаз фотосинтеза.

Из схемы видно, что энергия света обеспечивает: 1) синтез АТФ; 2) восстановление $НАДФ^+$ в НАДФ · Н; 3) фотолиз воды, который поставляет электроны для фотосистем I и II; 4) фотолиз воды ведет также к образованию кислорода, который не используется в фотосинтезе (но в отсутствие света служит для окисления органических веществ — углеводов, жиров). В этом основной результат световой фазы фотосинтеза.

В темновой фазе фотосинтеза за счет энергии АТФ и восстанавливающей силы НАДФ · Н из углекислого газа (SO_2) атмосферы синтезируется глюкоза. Эти процессы также идут при освещении растений, но могут происходить и в темноте, если в клетки вводят АТФ и НАДФ · Н. По этой причине описанный этап фотосинтеза назван *темновой фазой*. *Вверху* (слева направо): клетки листа (выделено кружочком), хлоропласт с гранами, хлорофилл в гранах



тельного коротковолнового УФ-излучения (кислородно-озоновый экран атмосферы).

В урожай сельскохозяйственных растений переходит лишь 1—2% солнечной энергии, потери обусловлены неполным поглощением света. Поэтому имеется огромная перспектива повышения урожайности благодаря селекции сортов с высокой эффективностью фотосинтеза, созданию благоприятной для светопоглощения структуры посевов. В связи с этим особенно актуальными становятся разработка теоретических основ управления фотосинтезом, исследование фотосинтеза как целостного процесса.

Хемосинтез. В природе органическое вещество создают не только зеленые растения, но и бактерии, не содержащие хлорофилла. Этот автотрофный процесс называется *хемосинтезом*, потому что осуществляется он благодаря энергии, выделяющейся при химических реакциях окисления различных неорганических соединений: водорода, сероводорода, аммиака, оксида железа (II) и др. Энергия, получаемая при окислении, запасается в организме в форме АТФ. Хемосинтез открыл (в 1889—1890 гг.)

знаменитый русский микробиолог С. Н. Виноградский.

В водоемах, вода которых содержит сероводород, живут бесцветные серобактерии. Энергию, необходимую для синтеза органических соединений, из углекислого газа они получают, окисляя сероводород:

$$2H_2S + O_2 \rightarrow 2H_2O + 2S + E$$

Выделяющаяся в результате свободная сера накапливается в их клетках в виде множества крупинок. При недостатке сероводорода бесцветные серобактерии производят дальнейшее окисление находящейся в них свободной серы до серной кислоты:

$$2S + 3O_2 + 2H_2O \rightarrow 2H_2SO_4 + E$$

Образовавшаяся в результате энергия (E) также используется на синтез органического вещества из углекислого газа. Энергетический эффект окисления сероводорода до серной кислоты равен 666 кДж на каждую окисленную грамм-молекулу сероводорода. Колоссальное количество серобактерий имеется в Черном море, в котором глубже 200 м (а в некоторых местах почти от поверхности) вода насыщена сероводородом.

Чрезвычайно широко распространены в почве и в различных водоемах нитрифицирующие бактерии. Они добывают энергию путем окисления аммиака и азотистой кислоты, поэтому играют очень важную роль в круговороте азота в природе. Аммиак, образующийся при гниении белков в почве или в водоемах, окисляется нитрифицирующими бактериями, которые С. Н. Виноградский назвал *нитросомонас* (Nitrosomonas). Этот процесс отражает уравнение:

$$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O$$

Энергия, выделяющаяся при этом (662 кДж), также используется для синтеза органических соединений вследствие восстановления углекислого газа.

Дальнейшее окисление образовавшейся азотистой кислоты до азотной кислоты осуществляется другой группой нитрифицирующих микроорганизмов, названных С. Н. Виноградским *нитробактером* (Nitrobacter):

$$2HNO_2 + O_2 \rightleftarrows 2HNO_3$$

Процесс сопровождается выделением 101 кДж.

Процесс нитрификации происходит в почве в огромных масштабах и служит источником нитратов. Жизнедеятельность бактерий представляет собой один из важнейших факторов плодородия почв.

Широко распространены в почве также бактерии, окисляющие водород:

$$2H_2 + O_2 = 2H_2O$$

Водородные бактерии окисляют водород, постоянно образующийся при анаэробном (бескислородном) разложении различных органических остатков микроорганизмами почвы.

Хемосинтезирующие бактерии, окисляющие соединения железа и марганца, также открыл С. Н. Виноградский. Они чрезвычайно широко распространены как в пресных, так и в морских водоемах. Благодаря их жизнедеятельности на дне болот и морей образуется огромное количество отложенных руд железа и марганца. Академик В. И. Вернадский — основатель биогеохимии говорил о залежах железных и марганцевых руд как о результате жизнедеятельности этих бактерий в древние геологические периоды.

?

1. Проведите анализ строения хлоропласта и процесса фотосинтеза.

2. Создайте схему поступления элементов, их преобразования в процессе фотосинтеза и выхода веществ после его окончания. Укажите, какие вещества образуются в световой стадии фотосинтеза, а какие в темновой. Какие при этом должны соблюдаться условия?

3. Почему при фотосинтезе энергия солнечного света, падающая на лист, переходит в химическую энергию органических соединений с эффективностью всего около 1—2%? Какова судьба остальной энергии?

4. В настоящее время говорят об экологических аспектах фотосинтеза. Как вы это понимаете?

5. Как связаны между собой проблемы фотосинтеза и обеспечения продовольствием народонаселения Земли?

§ 12. Обеспечение клеток энергией вследствие окисления органических веществ

Автотрофные и гетеротрофные организмы — Гликолиз — Цикл трикарбоновых кислот — Цепь переноса электронов — Окислительное фосфорилирование

Автотрофные и гетеротрофные организмы. Из всего изложенного в предыдущем разделе ясно, что клетки растений и фотосинтезирующих бактерий на основе энергии солнечного света синтезируют АТФ и НАДФ · Н, которые используются для синтеза углеводов, жиров, белков, нуклеиновых кислот и иных органических соединений, входящих в состав этих клеток и обеспечивающих их жизнь. Такие клетки называются *автотрофными*. Автотрофными являются бактерии-хемоавтотрофы, которые получают энергию вследствие окисления неорганических соединений. Все остальные живые существа, населяющие нашу планету, не способны использовать солнечную энергию и синтезировать органические вещества из неорганических соединений. Они должны получать готовые органические вещества, которые образуются в фотосинтезирующих и хемосинтезирующих клетках и, следовательно, являются *гетеротрофными*.

Гетеротрофы получают энергию в результате окисления органических соединений. Следует заметить, что и фотосинтезирующие, и хемосинтезирующие автотрофы также способны получать энергию благодаря окислению органических веществ. Однако у гетеротрофов эти соединения поступают извне готовыми, а у автотрофов они синтезируются в клетках из неорганических соединений и далее используются ими же.

Для гетеротрофных организмов окисление органических соединений служит единственным способом получения энергии. У растений, фотосинтезирующих бактерий этот путь используется с наступлением темноты, с прекращением фотосинтеза.

Биологическая роль окисления. Известно, что реакция окисления-восстановления состоит в перемещении электронов и водорода от одних атомов или молекул к другим. Потерю электронов каким-либо атомом или молекулой водорода называют *окислением*, присоединение электронов или атомов водорода — *восстановлением*. Окисляемое вещество является донором, а восстанавливаемое — акцептором электронов или водорода. Реакция окисления сопровождается выделением энергии.

Почему при окислении органических соединений освобождается энергия? Электроны в составе молекул органических соединений обладают большим запасом энергии, поскольку находятся на высоких энергетических уровнях этих молекул. Перемещаясь с высшего на более низкий энергетический уровень своей или иной молекулы или атома, электроны освобождают энергию. Широко распространенным конечным акцептором электронов служит кислород. В этом и состоит его главная биологическая роль, именно для этой цели нам необходим кислород воздуха.

Биологическое окисление органических веществ в клетках ведет к образованию воды и углекислого газа. Процессы биологического окисления протекают ступенчато при участии ряда ферментов и переносчиков электронов. Если при окислении органических веществ в процессе горения почти вся энергия выделяется в виде теплоты, то при биологическом окислении около 50% энергии превращается в энергию высокоэнергетических связей АТФ, а также иных молекул — носителей энергии. Оставшиеся 50% энергии превращаются в теплоту.

Поскольку процессы биологического окисления идут ступенчато, то электроны перемещаются по нисходящей «лестнице» переносчиков. При переходе со «ступеньки» на «ступеньку» выделяется порция энергии, достаточная для образования АТФ из АДФ. При таком ступенчатом переносе электрона выделяется также небольшая порция теплоты, которая успевает рассеиваться во внешней среде, не повреждая чувствительных к нагреванию белков и других веществ клетки. Выделяющаяся тепловая энергия служит теплокровным животным и человеку для поддержания постоянной температуры тела, которая большей частью значительно выше температуры внешней среды. У теплокровных животных количество выделяемого при этом тепла регулируется, возрастая при понижении температуры внешней среды.

Глюкоза — один из основных источников энергии для всех клеток. Этот сахар образуется в клетках растений в процессе фотосинтеза. Вследствие ферментативной полимеризации тысячи молекул глюкозы соединяются между собой и образуют полисахариды: в клетках растений — крахмал, а в клетках животных — гликоген. Это энергетические ресурсы клеток. При недостаточном поступлении органических веществ в клетки животных или при прекращении фотосинтеза в клетках растений эти запасные полисахариды расщепляются ферментами до глюкозы, которая далее окисляется и служит, таким образом, источником энергии.

Гликолиз. Как происходит окисление глюкозы в клетке? В этом процессе участвует множество ферментов. Ферментативное расщепление и окисление глюкозы называют *гликолизом* (греч. glycos — сладкий, lysis — расщепление).

Ферменты, окисляющие глюкозу, составляют своего рода ферментативный «конвейер». Гликолиз происходит в цитоплазме. При этом одна шестиуглеродная молекула глюкозы $C_6H_{12}O_6$ ступенчато расщепляется и окисляется при участии ферментов до двух трехуглеродных молекул пировиноградной кислоты

$$CH_3-\overset{\overset{\displaystyle O}{\|}}{C}-COOH,$$

где COOH — карбоксильная группа, характерная для органических кислот. В этом превращении глюкозы последовательно участвуют девять ферментов.

Если мы сравним число атомов в двух молекулах пировиноградной кислоты $CH_3COCOOH$ и в молекуле глюкозы $C_6H_{12}O_6$, то увидим, что в процессе гликолиза молекула глюкозы не только расщепляется на две трехуглеродные молекулы, но и теряет четыре атома водорода, т. е. происходит окисление ее. Акцептором водорода (и электронов) в этих реакциях служат молекулы никотинамидадениндинуклеотида ($НАД^+$), которые похожи по структуре на $НАДФ^+$ и отличаются только отсутствием остатка фосфорной кислоты при молекуле рибозы.

В процессе аэробного гликолиза происходит восстановление окисленного $НАД^+$ в НАД · Н. За счет энергии окисления глюкозы до пировиноградной кислоты фосфорилируются также четыре молекулы АДФ в АТФ. Что касается молекул НАД · Н, то запасенная ими энергия используется далее для получения АТФ. На этапе окисления глюкозы кислород еще не участвует непосредственно, однако присутствие его в клетке обеспечивает дальнейшее окисление пировиноградной кислоты.

Цикл трикарбоновых кислот. Две молекулы пировиноградной кислоты поступают на ферментативный кольцевой «конвейер», который называют *циклом Кребса*, по имени исследователя, открывшего его, или *циклом трикарбоновых кислот,* которые образуются в этом цикле как промежуточные продукты.

Если ферменты гликолиза находятся в цитоплазме клеток, вне клеточных органелл, то все ферменты цикла трикарбоновых кислот локализованы в митохондриях, в их внутреннем межмембранном пространстве, которое заполнено *матриксом* — полужидким белковым веществом.

Попадая в митохондрию, пировиноградная кислота окисляется и превращается в богатое энергией производное уксусной кислоты — ацетилкофермент А. Если бы пировиноградная кислота превращалась просто в уксусную кислоту, возникло бы соединение, выраженное формулой $CH_3 - COOH$ (или, что то же: $CH_3 - C\langle^{O}_{OH}$). Однако в ходе ферментативной реакции к остатку уксусной кислоты присоединяется сложное органическое соединение — кофермент А (HS — КоА), и образуется богатая энергией молекула ацетилкофермента А, или, сокращенно,

ацетил-КоА ($CH_3 - C(=O) \sim S - КоА$).

Превращение пировиноградной кислоты в ацетил-КоА происходит при участии гигантского ферментативного комплекса, в состав которого входят 60 белковых молекул трех типов и присоединенные к ним переносчики электронов (рис. 38).

Не только глюкоза может служить источником энергии. Окисляются в клетках и жирные кислоты, которые образуются благодаря ферментативному расщеплению жиров липазой. В результате окисления жирных кислот в конечном итоге также образуется ацетил-КоА и восстанавливаются акцепторы электронов $НАД^+$ в НАД · Н. При этом происходит восстановление акцепторов еще одного типа — ФАД в ФАД · H_2 (ФАД — это флавинадениндинуклеотид).

Энергия, запасенная в цикле трикарбоновых кислот, в молекулах НАД · Н и ФАД · H_2, также используется далее для синтеза АТФ. Жиры, которые у животных накапливаются и хранятся в специальных клетках — липоцитах, как и углево-

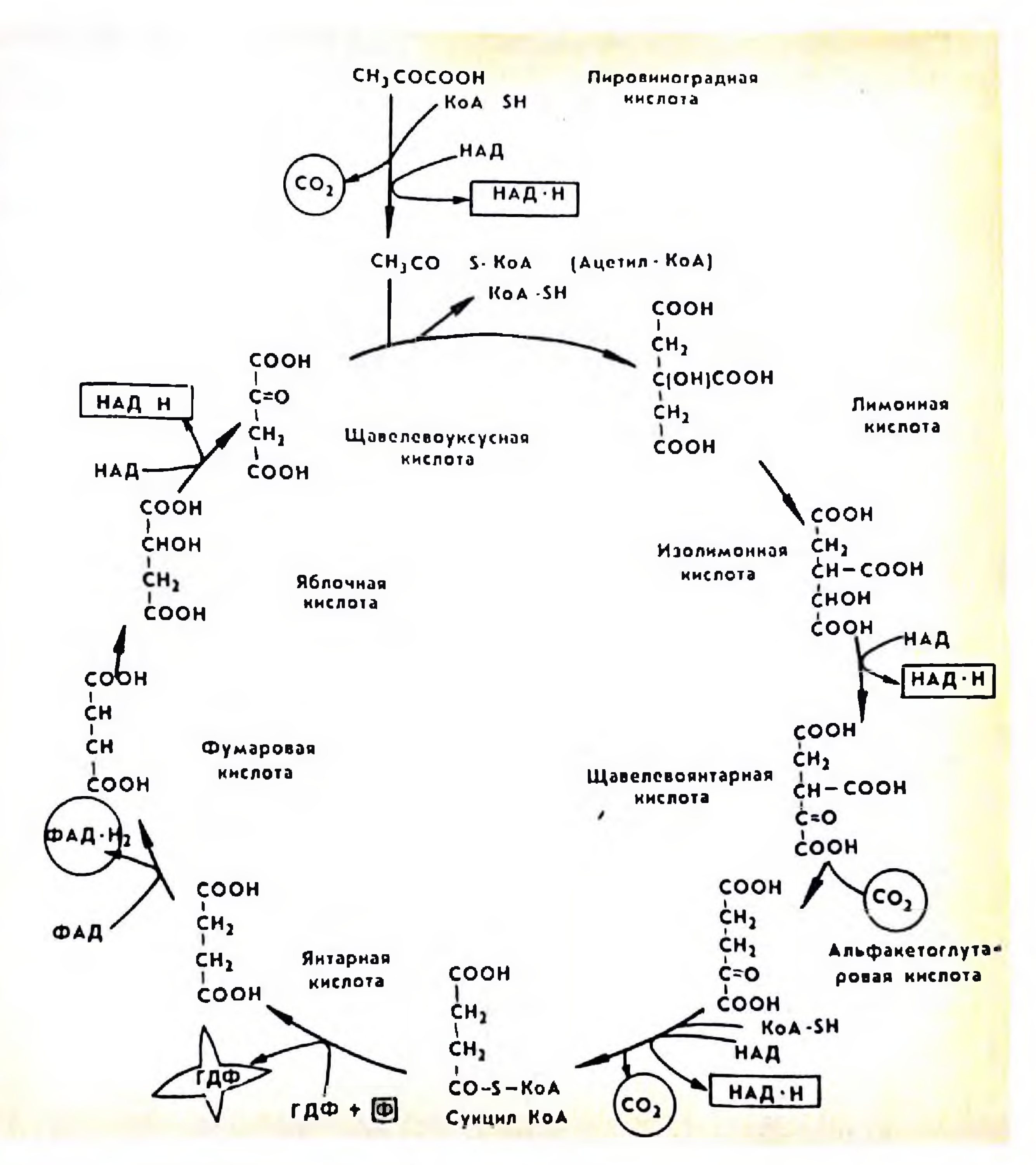


Рис. 38. Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса)

ды, служат важным энергетическим резервом.

Когда в клетках возникает дефицит и глюкозы, и жирных кислот, окислению подвергается ряд аминокислот. При этом также образуется ацетил-КоА, или органические кислоты, которые окисляются далее в цикле трикарбоновых кислот. Аминокислоты — это последний энергетический резерв, который поступает в «топку» биологического окисления, когда исчерпаны другие резервы. Аминокислоты — дорогой «строительный материал», и они в основном служат для синтеза белков.

Существенно, что при окислении глюкозы, жирных кислот и некоторых аминокислот образуется одинаковый конечный продукт — ацетил-КоА. При этом происходит «обезличивание» первичного источника энергии, поскольку ацетил-КоА не имеет никаких следов своего происхождения. Таким способом готовится «топливо» для основной биологической «топки» в митохондриях.

Следовательно, в цикл трикарбоновых кислот поступают молекулы ацетил-КоА из разных энергетических источников. Что бы мы ни съели — хлеб, масло, картофель или иную пищу, при расщеплении крахмала картофеля или хлеба пищеварительным ферментом образуются молекулы глюкозы, а при расщеплении жира образуются жирные кислоты. Они поступают в кровь, доставляются в клетки и там расщепляются и окисляются до ацетил-КоА.

На следующем этапе цикла трикарбоновых кислот ацетил-КоА соединяется с молекулой щавелевоуксусной кислоты, и при этом образуется трикарбоновая лимонная кислота (в ее остове уже не два атома углерода, как в ацетил-КоА, а три атома углерода и, соответственно, при них три карбоксильные группы — COOH). Эта реакция приведена ниже:

Ацетил-КоА
O=C(–CH₃)–S–КоА + O=C–COOH / H₂C–COOH (Щавелевоуксусная кислота) + H₂O → CH₂–COOH / C–COOH / CH₂–COOH + HS–КоА + H⁺ → (НАД·Н+CO₂; НАД·Н+CO₂; ГТФ→АТФ; НАДН; ФАД·Н₂) → O=C–COOH / H₂C–COOH

Лимонная кислота окисляется в ходе последующих четырех ферментных реакций. При этом восстанавливаются три молекулы НАД⁺ в НАД·Н, одна молекула ФАД в ФАД·Н₂, и образуется молекула гуанозинтрифосфата (ГТФ) с высокоэнергетической фосфатной связью. Энергия ГТФ используется для фосфорилирования АДФ и образования АТФ. Лимонная кислота теряет два углеродных атома, за счет которых образуются две молекулы CO_2. В сумме, в результате семи последовательных ферментативных реакций, лимонная кислота превращается в щавелевоуксусную кислоту. Образовавшаяся молекула щавелевоуксусной кислоты соединяется с новой молекулой ацетил-КоА, поступающей на этот циклический конвейер ферментов. При этом вновь образуется молекула лимонной кислоты, которая ступенчато окисляется до щавелевоуксусной кислоты, и цикл вновь повторяется.

В составе лимонной кислоты как бы сгорает присоединившийся остаток ацетил-КоА. При этом образуется углекислый газ, атомы водорода и электроны переносятся на акцепторы — НАД$^+$ и ФАД$^+$. Таким образом, энергия химических связей органических веществ, углеводов, жиров, белков накапливается в молекулах НАД·Н; ФАД·H_2 и АТФ.

Универсальным биологическим аккумулятором являются молекулы АТФ. Как мы уже знаем, молекулы АТФ служат для сокращения мышц, работы нервных клеток, выработки секреции гормонов и множества иных видов деятельности клеток и организма.

Однако в описанных выше процессах глюкозы возникали главным образом молекулы НАД·Н и ФАД·H_2, в которых запасена энергия глюкозы и иных органических веществ, и совсем мало синтезировалось молекул АТФ.

Цепь переноса электронов. Окислительное фосфорилирование. Следующий этап биологического окисления служит превращению энергии, запасенной в НАД·Н и ФАД·H_2 в процессе гликолиза и цикла трикарбоновых кислот в энергию высокоэнергетических связей молекул АТФ.

В ходе этого процесса электроны от НАД·Н и ФАД·H_2 перемещаются по многоступенчатой цепи переноса электронов к конечному их акцептору — молекулярному кислороду. Это — цепь процессов окисления-восстановления. При переходе электрона со ступени на ступень в определенных звеньях такой цепи освобождающаяся энергия служит для фосфорилирования АДФ в АТФ. Поскольку в этом процессе окисление сопряжено с фосфорилированием, то его называют *окислительным фосфорилированием.* Окислительное фосфорилирование открыл в 1931 г. выдающийся русский биохимик В. А. Энгельгардт.

В цепь переноса электронов, которая расположена на внутренней мембране митохондрий, входит ряд последовательно расположенных переносчиков электронов, которые отличаются способностью акцептировать электроны. Самый сильный акцептор

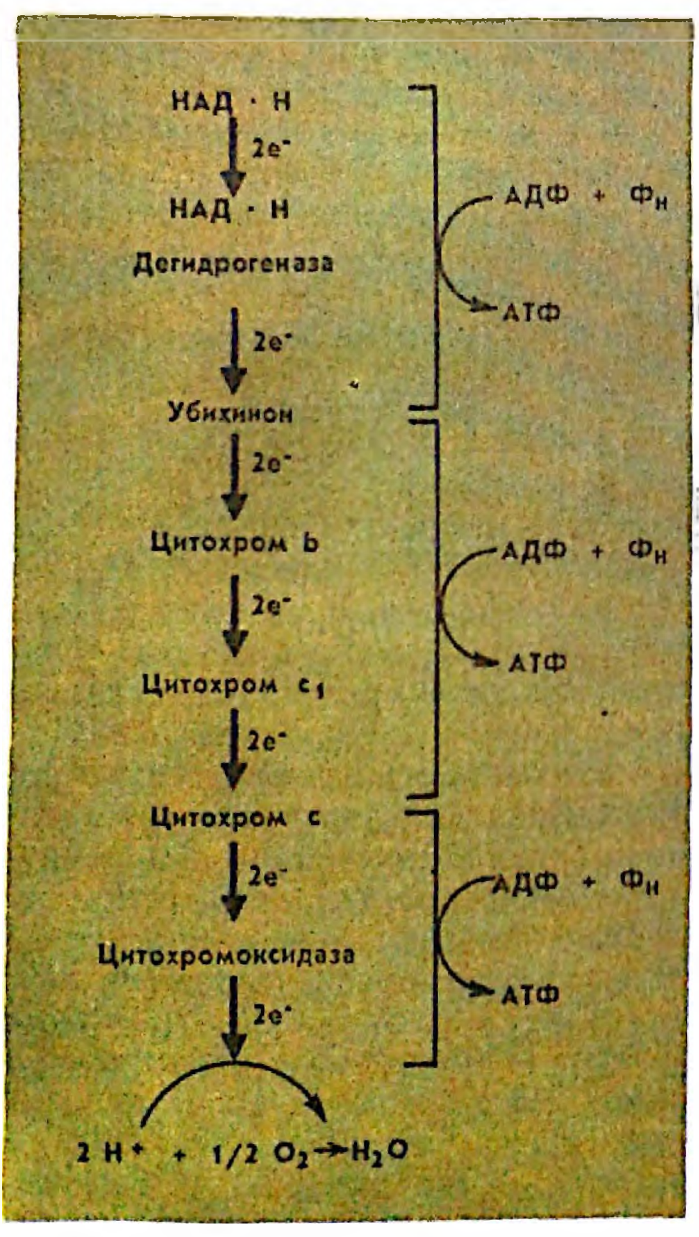


Владимир Александрович Энгельгардт (1894—1984) — советский биохимик. Основные научные работы посвящены изучению закономерностей превращения фосфорных соединений в процессах клеточного обмена. Открыл дыхательное фосфорилирование на уровне клетки

электронов — кислород расположен в конце цепи.

Среди промежуточных переносчиков электронов — кофермент Q, цитохромы b, c_1, c, a, a_3 и, наконец, O_2. Кофермент Q, или убихинон, представляет собой производное бензохинона, способное при участии фермента принимать электроны окисляемого НАД·Н и передавать их на восстанавливаемый цитохром b. Промежуточным переносчиком электронов является фермент, в состав которого входит акцептор электронов — флавинмононуклеотид, сокращенно ФМН. При переносе электрона с ФМН на кофермент Q происходит первое фосфорилирование АДФ в АТФ. Еще две молекулы АТФ синтезируются на последующих этапах, где акцепторами электронов служат цитохромы. Цитохромы b, c_1, c, a и a_3

представляют собой белки, к которым присоединены молекулы гема железопорфирина, подобные тем, которые содержатся в составе гемоглобина эритроцитов или хлорофилла, магнийпорфирина. Ниже схематически изображена цепь переноса электрона с участками, в которых происходит фосфорилирование АДФ в АТФ. В комплексе цитохром a и a_3, который называют *цитохромоксидазой*, помимо атомов железа содержатся атомы меди. Атомы железа и меди в этих молекулах и служат попеременно акцепторами и донорами электронов.



Как энергия, запасенная в НАД·Н и ФАД·H_2, служит синтезу АТФ? Атомы водорода этих восстановленных соединений транспортируются в мембраны митохондрий, где они оставляют электроны e^- на внутренней стороне мембраны, а катионы H^+ переносятся на наружную сторону. Электроны соединяются с кислородом, в результате чего образуются анионы:

$$O_2 + e^- \rightarrow O_2^-$$

Между наружной поверхностью мембраны, где накапливаются катионы H^+, и внутренней, где накапливаются анионы O_2^-, возникает разность потенциалов. В мембраны митохондрий встроены молекулы фермента, синтезирующего АТФ. Когда разность потенциалов достигает определенной величины, катионы начинают двигаться через каналы в молекуле фермента, и их энергия расходуется на синтез АТФ. Внутри митохондрий катионы H^+, соединяясь с анионами O_2^-, образуют воду.

Таким образом, электроны восстановленных НАД·Н и ФАД·H_2 в процессе гликолиза и в цикле трикарбоновых кислот при окислении глюкозы, жирных кислот и некоторых аминокислот акцептируются кислородом, а энергия электронов расходуется на образование АТФ. В результате восстановления кислорода образуются молекулы воды. В цикле трикарбоновых кислот образуется CO_2 и в цепи переноса электронов — вода. Это те же конечные продукты, которые образуются при сжигании органического топлива.

Так используется энергия, запасенная в молекуле глюкозы, при доступе кислорода. При этом одна молекула глюкозы полностью окисляется до CO_2 и H_2O, а энергия ее преобразуется в энергию 38 молекул АТФ.

При дефиците кислорода или полном его отсутствии происходит анаэробный гликолиз. Молекула глюкозы расщепляется и окисляется до двух молекул молочной кислоты, и энергии окисления глюкозы в этом случае хватает только на две молекулы АТФ. Это результат неполного окисления глюкозы. Благодаря этому мы можем короткое время обходиться без кислорода.

? 1. В каких частях клетки происходят этапы энергообмена? Какие вещества вступают в энергообмен и какие изменения претерпевают? Нарисуйте обобщающую схему, используя знания о строении клетки и органоидов, а также схемы гликолиза и цикла Кребса.

2. Объясните потребность большинства живых организмов в кислороде. Как образуются в клетке углекислый газ и вода?

3. Свяжите строение митохондрий с клеточным дыханием. Как отражена в их строении выполняемая ими функция?

4. Когда и при каких условиях гликолиз может преобладать над аэробным процессом?

5. Каким образом осуществляется регуляция клеточного дыхания, какие механизмы его осуществляют? Постарайтесь изобразить это схемой.

6. Объясните, почему потребление избыточного количества пищи приводит к ожирению.

Глава IV. НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ И РЕАЛИЗАЦИЯ ЕЕ В КЛЕТКЕ

В настоящей главе вы познакомитесь с основными положениями *молекулярной биологии — науки о механизмах хранения, передачи и реализации генетической информации.*

§ 13. Генетическая информация

Белки — основа специфичности — Матричный принцип — ДНК — носитель генетической информации

Белки — основа специфичности. Одна из самых замечательных особенностей жизни состоит в том, что все живые существа характеризуются общностью строения клеток и происходящих в них процессов. Однако они имеют и очень много различий. Даже особи одного вида различаются по некоторым свойствам и признакам: морфологическим, физиологическим, биохимическим. В конечном счете сходство и различие организмов определяется набором белков. Каждый вид растений и животных имеет особый, только ему присущий набор белков, т. е. *белки являются основой видовой специфичности.* Некоторые белки, выполняющие одинаковые функции, могут иметь одинаковое строение у разных видов. Например, инсулин — гормон поджелудочной железы, регулирующий количество сахара в крови, одинаков у собаки и у человека. Однако многие белки, выполняя одну и ту же функцию, несколько отличаются по строению у разных представителей одного и того же вида. Примером могут служить белки групп крови у человека. Такое *разнообразие белков обусловливает индивидуальную специфичность организмов.*

На земле нет двух людей, у которых все белки были бы одинаковыми.

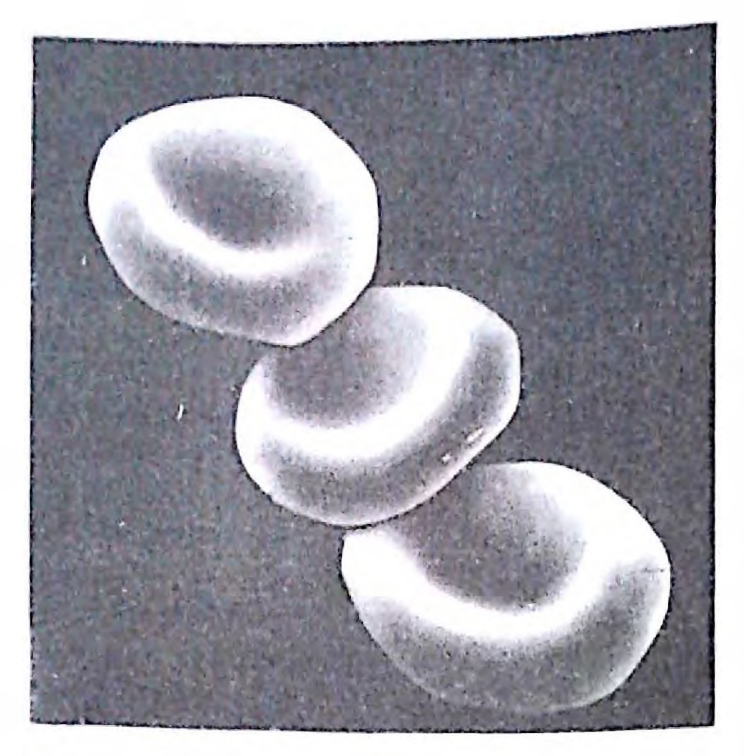




Рис. 39. Электронно-микроскопическая фотография нормального (*вверху*) и серповидноклеточного (*внизу*) эритроцитов

Известно, что в эритроцитах (красных кровяных клетках дисковидной формы) содержится гемоглобин, который доставляет кислород ко всем клеткам тела. Гемоглобин состоит из железосодержащего пигмента — гема и белка-глобина. При изучении структуры гемоглобина эритроцитов крови человека обнаружили, что каждая белковая молекула состоит из четырех полипептидных цепей (2 α- и 2 β-цепи).

Установив первичную структуру белка, т. е. последовательность аминокислот в каждой цепи, выяснили также, с помощью каких связей между R-группами (радикалами аминокислот) образуется его третичная и четвертичная структура. Все здоровые люди имеют гемоглобин с одинаковой первичной и пространственной структурой. У людей, страдающих серповидноклеточной анемией — тяжелым наследственным заболеванием, эритроциты похожи не на диски, как обычно, а на серпы (рис. 39). Такое изменение формы клеток происходит из-за отличия первичной структуры гемоглобина у больных людей. В β-цепи нормального гемоглобина на шестом месте от NH_2-конца стоит глутаминовая кислота. При серповидноклеточной анемии она заменена на аминокислоту валин (рис. 40). Из 574 аминокислот, входящих в состав гемоглобина, заменены только две (по одной в каждой β-цепи). Но это приводит к существенному изменению третичной и четвертичной структуры белка и, как следствие, к изменению формы и нарушению функции эритроцита. Серповидные эритроциты плохо справляются со своей задачей — переносом кислорода. На этом примере мы видим, что форма и функции клеток зависят от структуры входящих в их состав белков.

Матричный принцип. Каким же образом в эритроцитах здорового человека образуются тысячи идентичных молекул гемоглобина без единой ошибки в расположении аминокислот? Почему в эритроцитах больных серповидноклеточной анемией все молекулы гемоглобинов имеют одну

и ту же ошибку в одном и том же месте?

Для ответа на эти вопросы обратимся к примеру с книгопечатанием. Учебник, который вы держите в руках, издан тиражом 150 тыс. экземпляров. Все 150 тыс. книг отпечатаны с одного шаблона — типографской матрицы, поэтому они совершенно одинаковы. Если бы в матрицу вкралась ошибка, то она была бы воспроизведена во всех экземплярах. Роль матрицы в клетках живых организмов выполняют молекулы ДНК. Типографская матрица, например, вашего учебника содержит информацию не по одному, а по нескольким разделам биологии. ДНК каждой клетки несет в себе информацию не только о структурных белках, определяющих форму клетки, но и о всех белках-ферментах, о белках-гормонах и др. Вы уже знаете, что ферменты — это катализаторы биохимических реакций. С помощью ферментов в клетке образуются аминокислоты и нуклеотиды, синтезируются жиры и углеводы, всасываются или выводятся различные соли, происходит множество сложных биохимических превращений. Практически все признаки клеток и организма в целом определяются белками. Например, цвет глаз зависит от наличия белка-фермента, который синтезирует красящее вещество радужной оболочки (пигмент). Разные ферменты образуют разные пигменты. Различие в росте у людей зависит от интенсивности образования белкового гормона роста. Подобных примеров множество. Молекулы ДНК являются матрицами для создания всех белков. Таким образом, *в ДНК заключена вся информация о структуре и деятельности клеток, о всех признаках каждой клетки и организма в целом. Эта информация называется генетической.*

ДНК — носитель генетической информации. Каждый белок представлен одной или несколькими полипептидными цепями. *Участок ДНК, несущий информацию об одной полипептидной цепи, называется геном.* Каждая молекула ДНК содержит множество разных генов. *Совокупность молекул ДНК клетки выполняет функцию носителя генетической информации.*

Благодаря уникальному свойству — способности к удвоению, которым не обладает ни одна другая из известных молекул, ДНК могут копироваться. При делении «копии» ДНК расходятся по двум «дочерним» клеткам, каждая из которых вследствие этого будет иметь ту же информацию, которая содержалась в «материнской» клетке. Так как гены — это

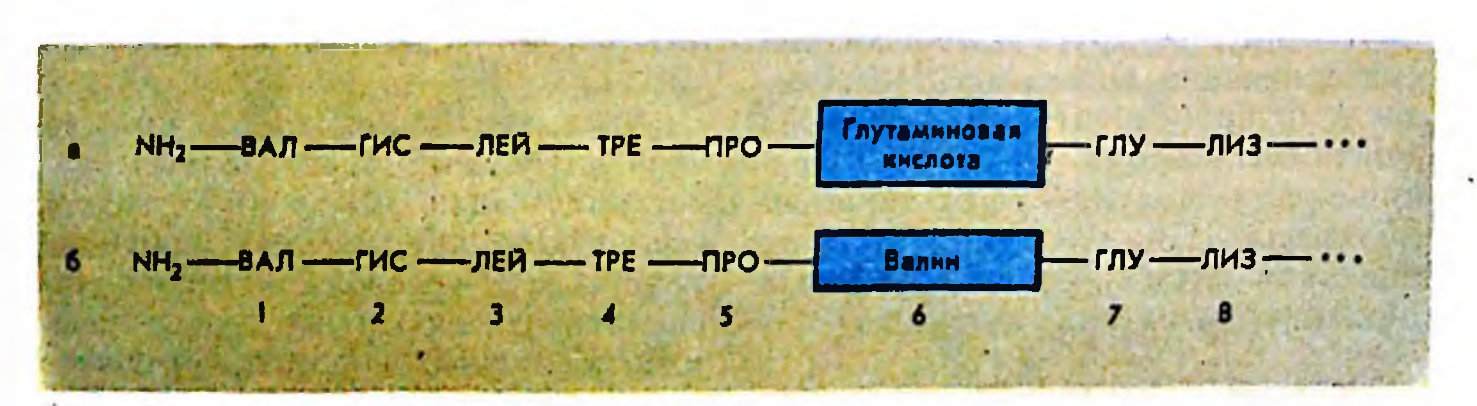


Рис. 40. Первичная структура β-цепи гемоглобина здоровых людей (*а*) и больных серповидноклеточной анемией (*б*)

участки молекул ДНК, то две клетки, образующиеся при делении, имеют одинаковые наборы генов. Каждая клетка многоклеточного организма при половом размножении возникает из одной оплодотворенной яйцеклетки в результате многократных делений. Значит, случайно возникшая ошибка в гене одной клетки будет воспроизведена в генах миллионов ее потомков. Вот почему все эритроциты больного серповидноклеточной анемией имеют одинаково испорченный гемоглобин. Ошибка произошла в гене, несущем информацию о β-цепи белка. Копией гена является и-РНК (см. § 16). По ней, как по матрице, в каждом эритроците тысячи раз «печатается» неправильный белок. Дети получают испорченные гены от родителей через их половые клетки. Генетическая информация передается как от одной клетки в дочерние клетки, так и от родителей детям. *Ген является единицей генетической, или наследственной, информации.*

?

1. Каким образом индивидуальная специфичность организмов отражена в особенностях строения белковых молекул?

2. Что такое ген? Почему нарушение в строении гена в одной клетке может многократно повториться в генах ее потомков?

3. Подумайте, какое практическое значение может иметь вовремя обнаруженное нарушение генетической информации для сельского хозяйства и медицины.

§ 14. Репликация ДНК

Комплементарность — Полуконсервативность — Антипараллельность — Прерывистость

Преемственность генетического материала в поколениях клеток и организмов обеспечивается процессом *репликации — удвоения молекул ДНК*. В результате этого сложного процесса, осуществляемого набором ферментов, образуются две двойные спирали ДНК. Эти так называемые «дочерние» молекулы ничем не отличаются друг от друга и от исходной «материнской» молекулы ДНК. Репликация происходит в клетке перед делением, поэтому каждая «дочерняя» клетка получает точно такие же молекулы ДНК, какие имела «материнская» клетка. Процесс репликации основан на ряде принципов.

Комплементарность. Каждая из двух цепей «материнской» молекулы ДНК служит матрицей для синтеза дополняющей ее комплементарной цепи (рис. 41).

Полуконсервативность. В результате репликации образуются две двойные «дочерние» спирали, каждая из которых сохраняет (консервирует) в неизменном виде одну из половин «материнской» ДНК. Вторые цепи «дочерних» молекул синтезируются из нуклеотидов заново по принципу комплементарности к нитям «материнской» ДНК. Дочерние ДНК ничем не отличаются друг от друга и от материнской двойной спирали (рис. 42).

Антипараллельность. Каждая цепь ДНК имеет определенную ориентацию. Один конец несет гидроксильную группу (— OH), присоединенную к 3′-углероду в сахаре дезоксирибозе, на другом конце цепи находится остаток фосфорной кислоты в 5′-положении сахара. Две комплементарные цепи в молекуле ДНК расположены в противополож-

Рис. 41. «Материнская» ДНК служит матрицей для синтеза комплементарных цепей

Рис. 42. Полуконсервативный механизм репликации

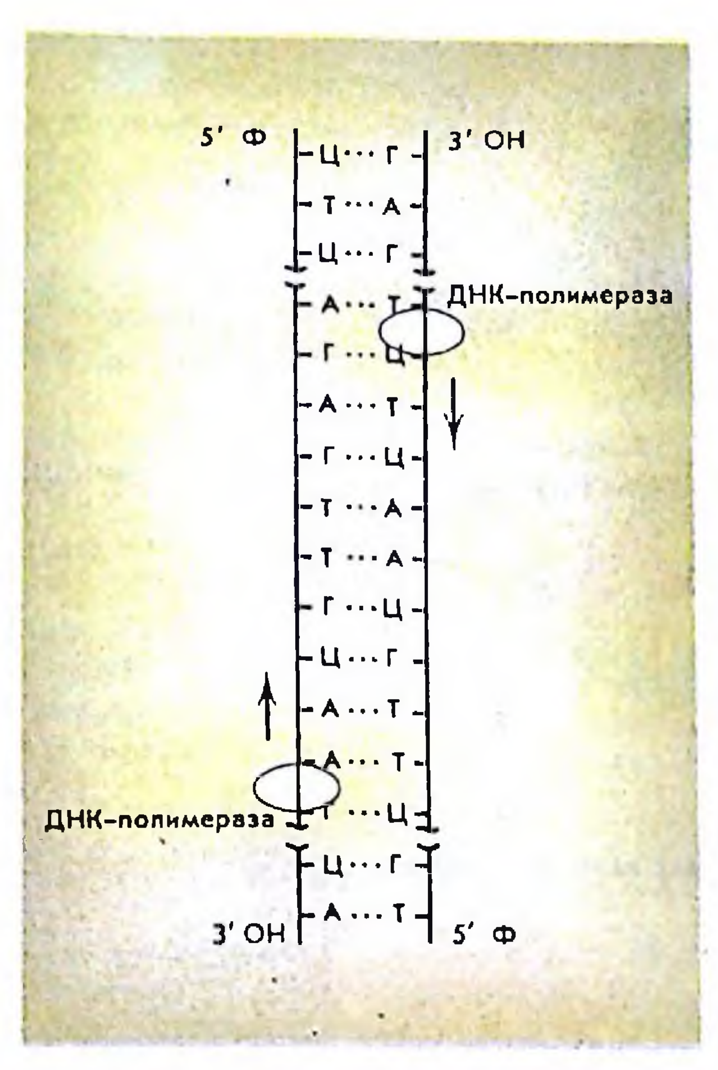


Рис. 43. Антипараллельная ориентация цепочек ДНК

ных направлениях — антипараллельно (рис. 43). (При параллельной ориентации напротив 3′-конца одной цепи находился бы 3′-конец другой.) Ферменты, синтезирующие новые нити ДНК, называемые *ДНК-полимеразами*, могут передвигаться вдоль матричных цепей лишь в одном направлении — от 3′-конца к 5′-концу. Поэтому в процессе репликации одновременный синтез новых цепей идет антипараллельно.

Прерывистость. Для того чтобы новые нити ДНК были построены по принципу комплементарности, двойная спираль должна быть раскручена и родительские цепи вытянуты. Только в этом случае ДНК-полимераза способна двигаться по «материнским» нитям и использовать их в качестве матрицы для безошибочного синтеза «дочерних» цепей. Но раскручивание спиралей, состоящих из многих миллионов пар нуклеотидов, сопряжено со столь значительным количеством вращений и такими энергетическими затратами, которые невозможны в условиях клетки. Поэтому репликация начинается одновременно в нескольких местах молекулы ДНК. Участок между двумя точками, в которых начинается синтез «дочерних» цепей, называется *репликоном. Он является единицей репликации.*

В каждой молекуле ДНК эукариотической клетки имеется много репликонов. В каждом репликоне можно видеть репликативную «вилку» — ту часть молекулы ДНК, которая под действием специальных ферментов уже расплелась. Каждая нить в вилке служит матрицей для синтеза комплементарной дочерней цепи. В ходе репликации «вилка» перемещается вдоль «материнской» молекулы, при этом расплетаются новые участки ДНК (рис. 44). Так как ДНК-полимеразы могут двигаться лишь в одном направлении вдоль матричных нитей, а нити ориентированы антипараллельно, то в каждой вилке несколько ферментов одновременно ведут синтез ДНК в виде фрагментов по 1000 нуклеотидов (рис. 45). Эти фрагменты имеют противоположную направленность. Когда вилка перемещается, синтезированные фрагменты, комплементарные одной цепи, сшиваются друг с другом, образуя растущие «дочерние» цепи. Такой механизм синтеза новых цепей ДНК фрагментами называется *прерывистым.*

Поражает слаженность взаимодействия множества белков, участвующих в процессе репликации. В бак-

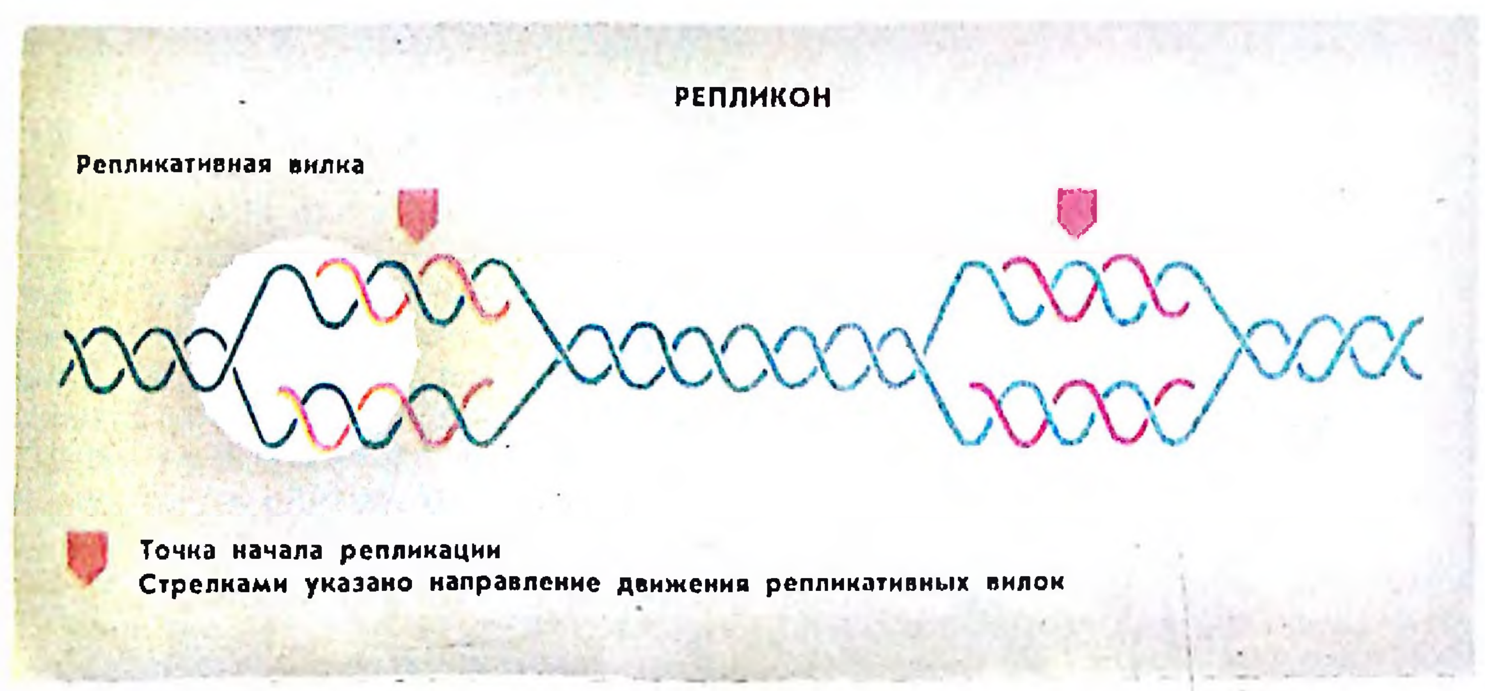


Рис. 44. Репликация эукариотической ДНК.
Горизонтальными стрелками указано направление движения репликативной вилки

Рис. 45. Синтез фрагментов «дочерних» цепочек в репликативной вилке



Артур Корнберг (р. 1918) — американский биохимик, основные научные работы посвящены изучению механизма ферментативных реакций. Внес большой вклад в изучение биосинтеза белка. Открыл ДНК-полимеразу — фермент, осуществляющий репродуцирование новой молекулы ДНК при делении клетки. Впервые синтезировал (1967) молекулу ДНК. Лауреат Нобелевской премии

териальной клетке синтез ДНК в каждой репликативной вилке ведут 15 различных белков. В эукариотической клетке их значительно больше. Чрезвычайная сложность механизма репликации ДНК обеспечивает высочайшую точность воспроизведения генетической информации в поколениях клеток и организмов в целом. Основные исследования всех этапов процесса репликации ДНК были проведены в лаборатории американского ученого Артура Корнберга, который еще в 1956 г. синтезировал ДНК в системе in vitro (в пробирке).

?

1. Почему не белки или углеводы, а именно молекула ДНК обладает способностью к репликации? С какими особенностями строения ДНК это связано?

2. На каких принципах основана точность в передаче генетической информации от материнской клетки к дочерней?

3. Какие условия должны соблюдаться, чтобы механизм процесса репликации проходил в клетке нормально и новые нити ДНК были комплементарны друг другу?

4. Что такое единица репликации и прерывистый синтез цепей ДНК? Почему молекула ДНК не реплицируется сразу целиком?

§ 15. Транскрипция. Генетический код

Процесс транскрипции — Свойства генетического кода

Процесс транскрипции. ДНК — носитель всей генетической информации в клетке — непосредственного участия в синтезе белков не принимает. В клетках животных и растений молекулы ДНК содержатся в хромосомах ядра и отделены ядерной мембраной от цитоплазмы, где происходит синтез белков. К рибосомам — местам сборки белков — высылается из ядра несущий информацию посредник, способный пройти через поры ядерной мембраны. Таким посредником является информационная РНК (и-РНК). По принципу комплементарности она считывается с ДНК при участии фермента, называемого РНК-полимеразой. *Процесс считывания* (вернее, списывания), или *синтеза РНК, осуществляемый РНК-полимеразой, называется транскрипцией* (лат. transcriptio — переписывание). Информационная РНК — это однонитевая молекула, и транскрипция идет с одной нити двунитевой молекулы ДНК. Если в транскрибируемой нити ДНК стоит

нуклеотид **Г**, то РНК-полимераза включает в РНК **Ц**, если стоит **Т**, включает **А**, если стоит **А**, включает **У** (в состав РНК не входит **Т**) (рис. 46).

По длине каждая из молекул и-РНК в сотни раз короче ДНК. Информационная РНК является копией не всей молекулы ДНК, а только части ее — одного гена или группы рядом лежащих генов, несущих информацию о структуре белков, необходимых для выполнения одной функции. У прокариот такая группа генов называется *опероном*. О том, как гены объединены в оперон и как организовано управление транскрипцией, вы прочтете в § 16. В начале каждого оперона находится своего рода посадочная площадка для РНК-полимеразы, называемая *промотором*. Это специфическая последовательность нуклеотидов ДНК, которую фермент «узнает» благодаря химическому сродству. Только присоединившись к промотору, РНК-полимераза способна начать синтез и-РНК. Дойдя до конца оперона, фермент встречает сигнал (в виде определенной последовательности нуклеотидов), означающий конец считывания. Готовая и-РНК отходит от ДНК и направляется к месту синтеза белков.

В описанном процессе транскрипции можно выделить четыре стадии: 1) *связывание* РНК-полимеразы с промотором; 2) *инициация* — начало синтеза. Она заключается в образовании первой фосфодиэфирной связи между АТФ или ГТФ и вторым нуклеотидом синтезирующейся молекулы и-РНК; 3) *элонгация* — рост цепи РНК, т. е. последовательное присоединение нуклеотидов друг к другу в том порядке, в котором стоят комплементарные нуклеотиды в транскрибируемой нити ДНК. Скорость элонгации достигает 50 нуклеотидов в секунду; 4) *терминация* — завершение синтеза и-РНК.

Свойства генетического кода. Благодаря процессу транскрипции в клетке осуществляется передача информации от ДНК к белку:

ДНК → и-РНК → белок

Генетическая информация, содержащаяся в ДНК и в и-РНК, заключена в последовательности расположения нуклеотидов в молекулах.

Каким же образом происходит перевод информации с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот? Такой перевод осуществляется с помощью генетического кода. Код, или

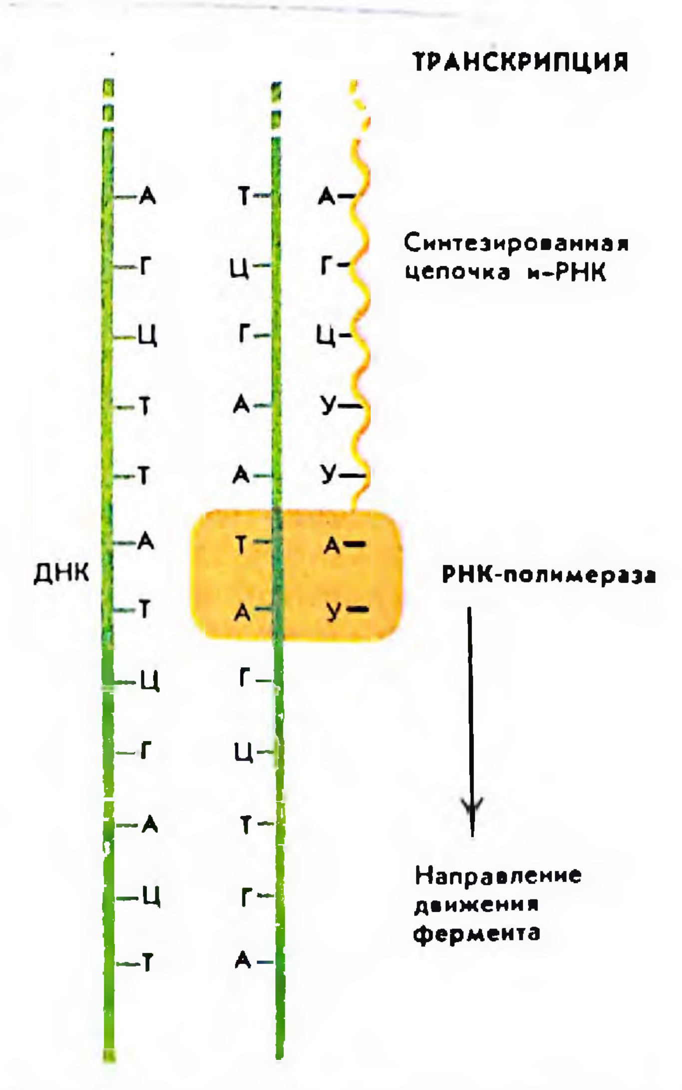


Рис. 46. Схема образования и-РНК по матрице ДНК

шифр,— это система символов для перевода одной формы информации в другую. *Генетический код — это система записи информации о последовательности расположения аминокислот в белках с помощью последовательности расположения нуклеотидов в информационной РНК.*

Насколько важна именно последовательность расположения одних и тех же элементов (четырех нуклеотидов в РНК) для понимания и сохранения смысла информации, можно убедиться на простом примере: переставив буквы в слове «код», мы получим слово с иным значением — «док».

Какими же свойствами обладает генетический код?

1. *Код триплетен.* В состав РНК входят 4 нуклеотида: **А, Г, Ц, У.** Если бы мы пытались обозначить одну аминокислоту одним нуклеотидом, то 16 из 20 аминокислот остались бы не зашифрованы. Двухбуквенный код позволил бы зашифровать 16 аминокислот (из четырех нуклеотидов можно составить 16 различных комбинаций, в каждой из которых имеется два нуклеотида). Природа создала трехбуквенный, или триплетный, код. Это означает, что *каждая из 20 аминокислот зашифрована последовательностью трех нуклеотидов, называемых триплетом или кодоном.* Из 4 нуклеотидов можно создать 64 различные комбинации по 3 нуклеотида в каждой ($4 \cdot 4 \cdot 4 = 64$). Этого с избытком хватает для кодирования 20 аминокислот и, казалось бы, 44 кодона являются лишними. Однако это не так.

2. *Код вырожден.* Это означает, что *каждая аминокислота шифруется более чем одним кодоном* (от двух до шести). Исключение составляют аминокислоты метионин и триптофан, каждая из которых кодируется только одним триплетом. (Это видно из таблицы генетического кода.) Тот факт, что метионин кодируется одним триплетом **АУГ**, имеет особый смысл, который вам станет понятен позже (§ 16).

Таблица генетического кода

Аминокислота	Кодирующие триплеты (кодоны)
Аланин	ГЦУ ГЦЦ ГЦА ГЦГ
Аргинин	ЦГУ ЦГЦ ЦГА ЦГГ АГА АГГ
Аспарагин	ААУ ААЦ
Аспарагиновая кислота	ГАУ ГАЦ
Валин	ГУУ ГУЦ ГУА ГУГ
Гистидин	ЦАУ ЦАЦ
Глицин	ГГУ ГГЦ ГГА ГГГ
Глутамин	ЦАА ЦАГ
Глутаминовая кислота	ГАА ГАГ
Изолейцин	АУУ АУЦ АУА
Лейцин	ЦУУ ЦУЦ ЦУА ЦУГ УУА УУГ
Лизин	ААА ААГ
Метионин	АУГ
Пролин	ЦЦУ ЦЦЦ ЦЦА ЦЦГ
Серин	УЦУ УЦЦ УЦА УЦГ АГУ АГЦ
Тирозин	УАУ УАЦ
Треонин	АЦУ АЦЦ АЦА АЦГ
Триптофан	УГГ
Фенилаланин	УУУ УУЦ
Цистеин	УГУ УГЦ
Знаки препинания	УАА УАГ УГА

3. *Код однозначен. Каждый кодон шифрует только одну аминокислоту.* У всех здоровых людей в гене, несущем информацию о β-цепи гемоглобина, триплет **ГАА** или **ГАГ**,

стоящий на шестом месте, кодирует глутаминовую кислоту. У больных серповидноклеточной анемией второй нуклеотид в этом триплете заменен на **У**. Как видно из таблицы, триплеты **ГУА** или **ГУГ**, которые в этом случае образуются, кодируют аминокислоту валин. К чему приводит такая замена, вы уже знаете из § 13.

4. *Между генами имеются «знаки препинания».* В печатном тексте в конце каждой фразы стоит точка. Несколько связанных по смыслу фраз составляют абзац. На языке генетической информации таким абзацем являются оперон и комплементарная ему и-РНК. Каждый ген в опероне кодирует одну полипептидную цепочку — фразу. Так как в ряде случаев по матрице и-РНК последовательно создается несколько разных полипептидных цепей, они должны быть отделены друг от друга. Для этого в генетическом коде существуют три специальные триплета — **УАА, УАГ, УГА,** каждый из которых обозначает прекращение синтеза одной полипептидной цепи. Таким образом, эти триплеты выполняют функцию знаков препинания. Они находятся в конце каждого гена.

5. *Внутри гена нет «знаков препинания».* Поскольку генетический код подобен языку, разберем это свойство на примере такой составленной из триплетов фразы:

жил был кот тих был сер мил мне тот кот.

Смысл написанного понятен, несмотря на отсутствие «знаков препинания». Если же мы уберем в первом слове одну букву (один нуклеотид в гене), но читать будем также тройками букв, то получится бессмыслица:

илб ылк отт ихб ылс ерм илм нет отк от

Нарушение смысла возникает и при выпадении одного или двух нуклеотидов из гена. Белок, который будет считываться с такого «испорченного» гена, не будет иметь ничего общего с тем белком, который кодировался нормальным геном.

6. *Код универсален. Генетический код един для всех живущих на Земле существ.* У бактерий и грибов, пшеницы и хлопка, рыб и червей, лягушки и человека одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты.

?

1. Как отражен в процессе транскрипции принцип комплементарности? В чем смысл такой точности переписывания информации с ДНК на и-РНК?

2. На какие стадии можно разделить процесс транскрипции? Какое смысловое значение имеет каждая из этих стадий?

3. Каким образом зашифрована генетическая информация в ДНК и и-РНК и какие требования предъявляются к генетическому коду?

§ 16. Биосинтез белков

Трансляция — Регуляция транскрипции и трансляции

Трансляция. Как было сказано в § 15, и-РНК, несущая сведения о первичной структуре белков, синтезируется в ядре клетки. Пройдя через поры ядерной оболочки, и-РНК направляется к рибосомам, где осуществляется расшифровка генетической информации — перевод ее с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот. Синтез полипептидных цепей белков по матрице и-РНК, выполняемый рибосомами, называется *трансляцией* (лат. translatio — перевод).

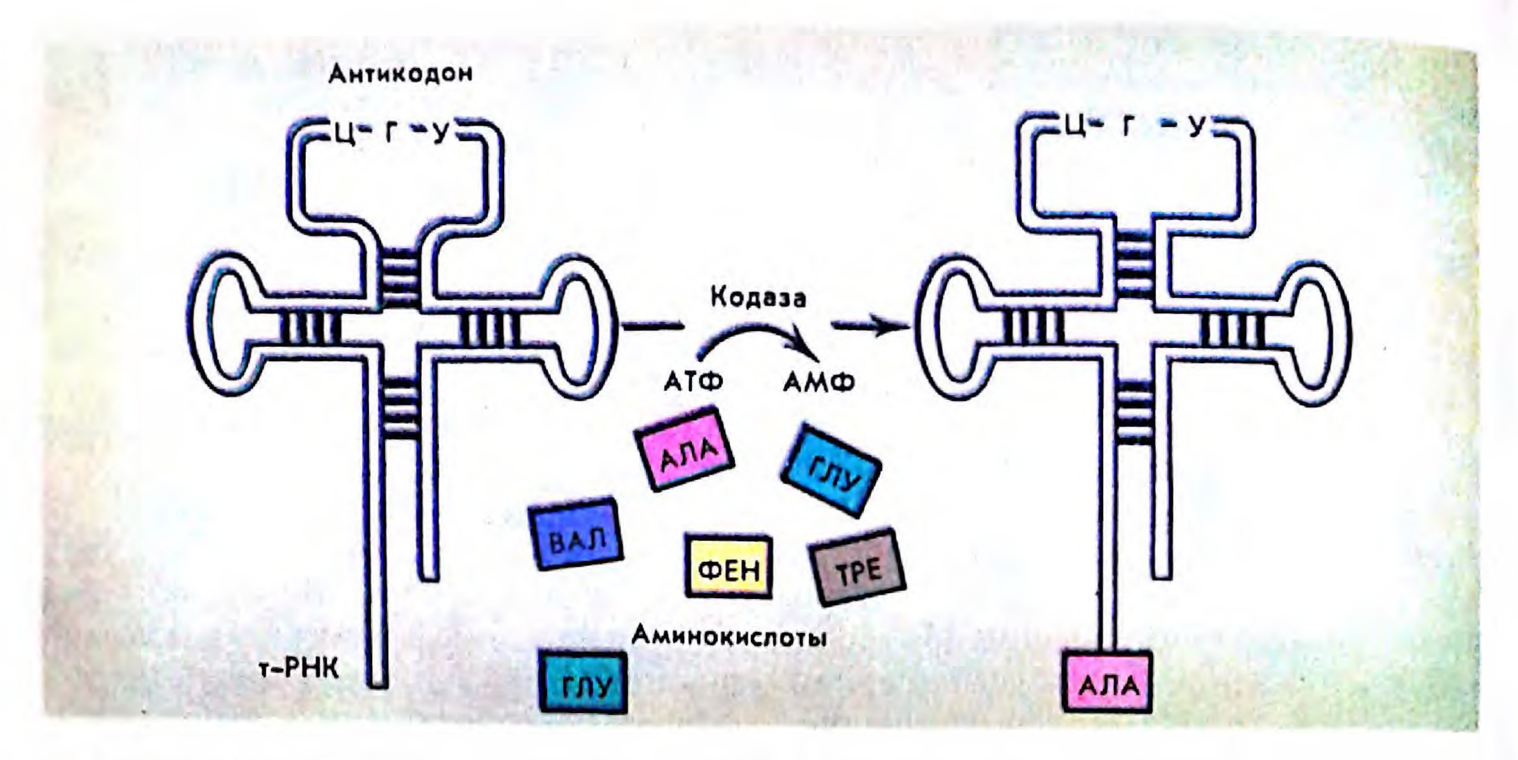
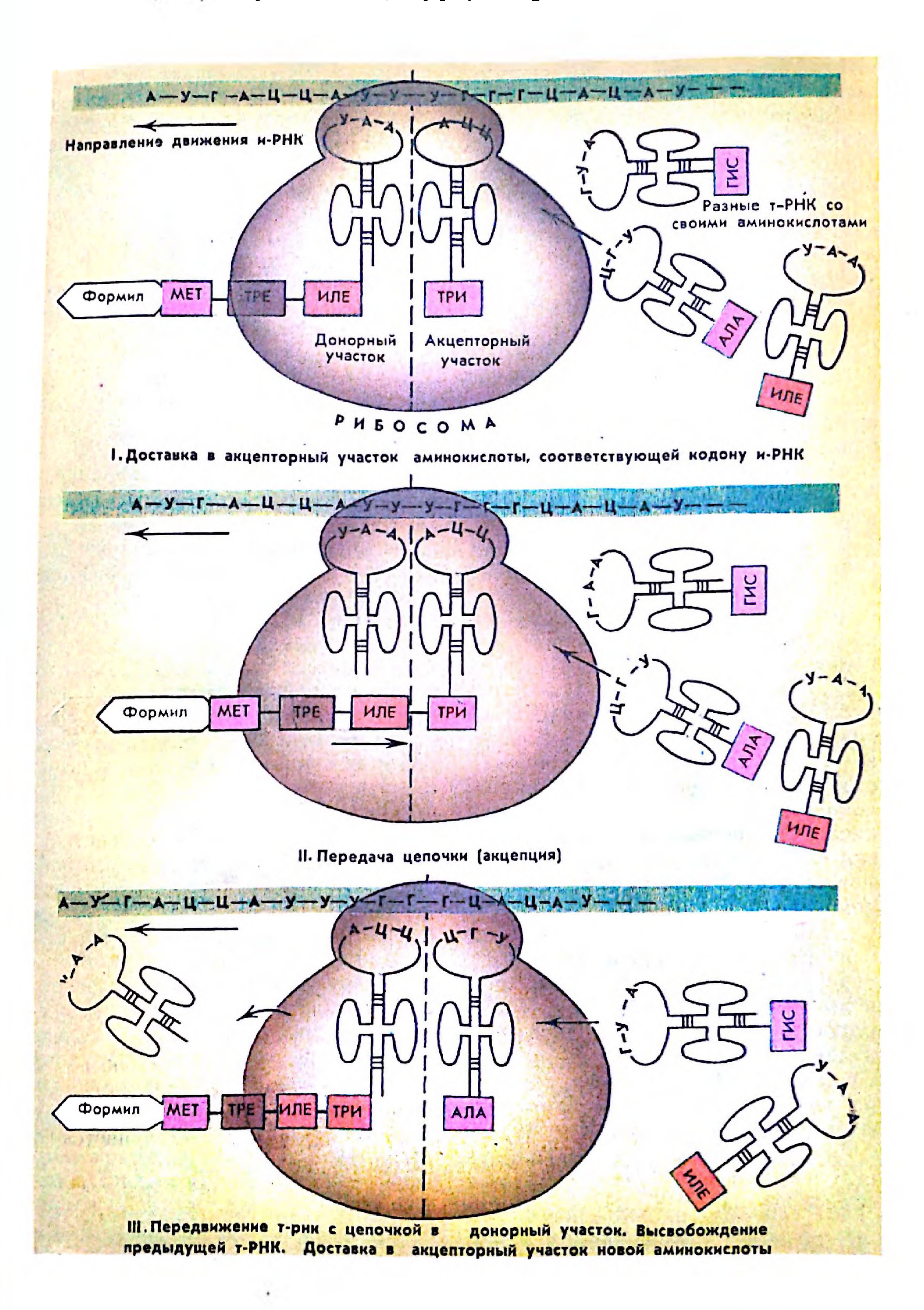


Рис. 47. Присоединение аминокислоты к т-РНК (первый этап синтеза белка)

Аминокислоты, из которых синтезируются белки, доставляются к рибосомам с помощью специальных РНК, называемых транспортными (т-РНК). Эти небольшие молекулы, состоящие из 70—90 нуклеотидов, способны сворачиваться таким образом, что образуют структуры, напоминающие по форме клеверный лист (рис. 47). В клетке имеется столько же разных т-РНК, сколько кодонов, шифрующих аминокислоты. На вершине «листа» каждой т-РНК имеется последовательность трех нуклеотидов, комплементарных нуклеотидам кодона в и-РНК, их называют *антикодоном.* Специальный фермент — кодаза опознает т-РНК и присоединяет к «черешку листа» аминокислоту — не какую угодно, а только ту, которая кодируется триплетом, комплементарным антикодону. На образование ковалентной связи между т-РНК и «своей» аминокислотой затрачивается энергия одной молекулы АТФ.

Для того чтобы аминокислота включилась в полипептидную цепь, она должна оторваться от т-РНК. Это становится возможным, когда т-РНК поступает на рибосому и антикодон узнает «свой» кодон и-РНК. На рибосоме имеется два участка для связывания двух молекул т-РНК (рис. 48). В один из этих участков, называемый *акцепторным*, поступает т-РНК с аминокислотой и присоединяется к своему кодону (I). Эта аминокислота присоединяет к себе (акцептирует) растущую цепь белка (II), между ними образуется пептидная связь. Т-РНК, к которой теперь присоединен растущий белок, перемещается вместе с кодоном информационной РНК в донорный участок рибосомы. В освободившийся акцепторный участок приходит новая т-РНК, связанная с аминокислотой, которая шифруется очередным кодоном (III). Из донорного участка сюда вновь переносится оторвавшаяся полипептидная цепь и удлиняется еще ▶

Рис. 48. Схема синтеза белка на рибосомах. Сборка полипептидной цепочки (второй этап синтеза белка)



I. Доставка в акцепторный участок аминокислоты, соответствующей кодону и-РНК

II. Передача цепочки (акцепция)

III. Передвижение т-рнк с цепочкой в донорный участок. Высвобождение предыдущей т-РНК. Доставка в акцепторный участок новой аминокислоты

на одно звено. Аминокислоты в растущей цепи соединены в той последовательности, в которой расположены шифрующие их кодоны в и-РНК.

Когда на рибосоме оказывается один из трех триплетов (**УАА, УАГ, УГА**), являющихся «знаками препинания» между генами, ни одна т-РНК не может занять место в акцепторном участке. Дело в том, что не существует антикодонов, комплементарных нуклеотидам «знаков препинания». Оторвавшейся в донорном участке полипептидной цепи не к чему присоединиться в акцепторном участке, и она покидает рибосому. Синтез белка завершен.

А начинался он с того, что кодон **АУГ**, расположенный на первом месте в копии с каждого гена, занимает на рибосоме такую позицию, что с ним взаимодействует антикодон особой т-РНК, соединенной с формилметионином. Эта измененная форма аминокислоты метионина сразу попадает в донорный участок и выполняет роль заглавной буквы во фразе — с нее в бактериальной клетке начинается синтез любой полипептидной цепи. В том случае, когда триплет **АУГ** стоит не на первом месте, а внутри копии с гена, он кодирует аминокислоту метионин. После завершения синтеза полипептидной цепи формилметионин отщепляется от нее и в готовом белке отсутствует.

Для увеличения производства белков информационная РНК часто одновременно проходит не по одной, а по нескольким рибосомам. Такую структуру, объединенную одной молекулой и-РНК, называют *полисомой*. На каждой рибосоме в этом, похожем на нитку бус конвейере синтезируются одинаковые белки (рис. 49).

Аминокислоты бесперебойно поставляются к рибосомам с помощью транспортных РНК. Отдав аминокислоту, т-РНК покидает рибосому и с помощью кодазы соединяется с такой же аминокислотой. Высокая слаженность всех «служб комбината» по производству белков позволяет в течение нескольких секунд синтезировать полипептидные цепи, состоящие из сотен аминокислот.

Регуляция транскрипции и трансляции. Клетки разных тканей одного организма отличаются набором ферментов и других белков. Амилаза — фермент, расщепляющий крахмал, образуется как клетками слюнных желез, так и в поджелудочной железе человека, где, кроме того, создается белковый гормон инсулин. Только в эритроцитах образуется гемоглобин; только в клетках гипофиза синтезируются белки гормона роста. Но все эти разные клетки произошли из одной оплодотворенной яйцеклетки в результате множества делений, следующих одно за другим. Перед каждым делением в клетке происходит процесс удвоения ДНК — ее репликация. Следовательно, во всех клетках тела имеется одинаковый набор молекул ДНК — одна и та же генетическая информация о составе и структуре белков.

Почему же клетки, содержащие в своем ядре одинаковую генетическую информацию, производят различные белки? Дело в том, что в разных клетках транскрибируются разные участки ДНК, т. е. образуются разные и-РНК, по которым синтезируются разные белки. Специализация клетки определяется не всеми имеющимися генами, а только теми генами, с которых информация была прочтена и реализована в виде белков.

Итак, *в каждой клетке реализуется не вся, а только часть генетической информации*. Кроме того, даже специфичные для данной клетки

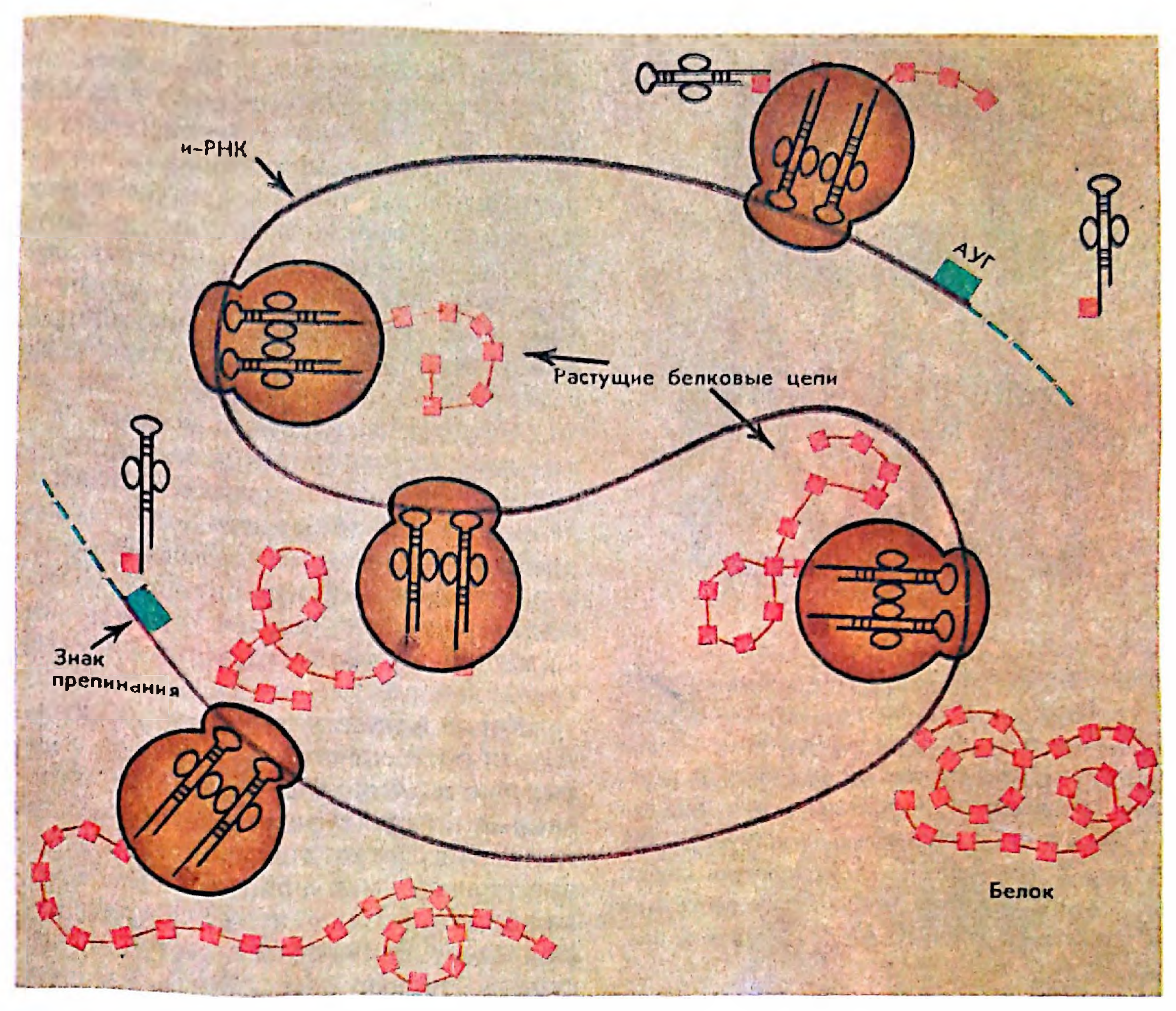


Рис. 49. Синтез белков на полисоме

белки не образуются в ней все одновременно. В разное время в зависимости от нужд клетки в ней синтезируются разные белки. Имеется сложный механизм, регулирующий «включение» и «выключение» генов на разных этапах жизни клетки.

Как осуществляется регуляция синтеза отдельных белков, рассмотрим на примере относительно просто устроенной клетки — бактериальной. В 1961 г. французские ученые Ф. Жакоб, А. Львов и Ж. Моно опубликовали результаты своих исследований по регуляции белкового синтеза у бактерий. За эту работу, признанную теперь классической, они были удостоены Нобелевской премии. Известно, что пока в питательную среду, в которой живут бактерии, не добавлен сахар, в клетке нет ферментов, необходимых для его расщепления.

Бактерия не тратит энергию АТФ на синтез белков, ненужных ей в данный момент. Однако через несколько секунд после добавления сахара в клетке синтезируются все ферменты, последовательно превращающие его в продукт, необходимый для жизнедеятельности бактерии. Вместо сахара может быть другое

4 Зак. 3064 А. О. Рувинский



Франсуа Жакоб (р. 1920) — французский микробиолог. Предложил (совместно с А. М. Львовым и Ф. Моно) схему синтеза белка в бактериальной клетке; автор гипотез о переносе генетической информации при участии и-РНК и о механизме генетической регуляции синтеза белка у бактерий (концепция оперона); предложил блестящую схему регуляции активности генов. Лауреат Нобелевской премии

соединение, появление которого в клетке «включает» синтез ферментов, расщепляющих его до конечного продукта. Соединения, которые в клетке подвергаются действию ферментов, называются *субстратами*.

Ферменты, участвующие в одной цепи превращения субстрата в конечный продукт, закодированы в расположенных друг за другом генах одного оперона. Между этими генами, называемыми *структурными* (так как они определяют структуру ферментов), и промотором — посадочной площадкой для РНК-полимеразы есть особый участок ДНК — *оператор*. Он так называется потому, что именно с него начинается операция — синтез и-РНК. С оператором взаимодействует специальный белок — *репрессор* (подавитель). Пока репрессор «сидит» на операторе, РНК-полимераза не может сдвинуться с места и начать синтез и-РНК (рис. 50).

Когда в клетку попадает субстрат *А*, для расщепления которого нужны ферменты Ф1, Ф2, Ф3, закодированные в структурных генах, одна из молекул субстрата связывается с репрессором, мешающим считывать информацию об этих ферментах. Репрессор, связанный молекулой субстрата, теряет способность взаимодействовать с оператором, отходит от него и освобождает дорогу РНК-полимеразе. РНК-полимераза синтезирует и-РНК, которая обеспечивает на

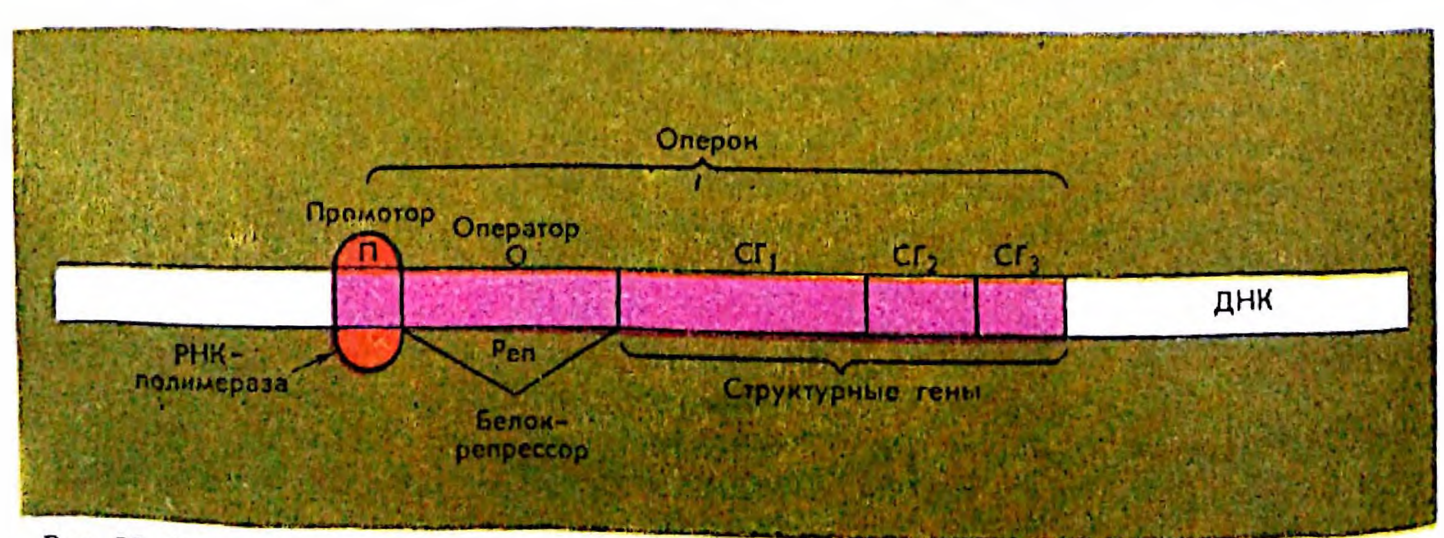


Рис. 50. Схема строения оперона

рибосомах синтез ферментов, расщепляющих субстрат *А* (рис. 51). Как только последняя молекула субстрата *А* будет преобразована в конечный продукт, освобожденный репрессор возвратится на оператор и закроет путь полимеразе. Транскрипция и трансляция прекращаются. И-РНК и ферменты, выполнив функции, расщепляются соответственно до нуклеотидов и аминокислот.

Другой оперон, содержащий группу генов, в которых закодированы ферменты для расщепления субстрата *Б*, остается закрытым до поступления в клетку молекул этого субстрата. В ряде случаев конечные продукты одних цепей превращений могут служить субстратами для новых биохимических конвейеров. Не каждый оперон имеет несколько структурных генов, есть опероны, содержащие лишь один ген. Количество структурных генов в опероне зависит от сложности биохимических превращений того или иного субстрата.

Регуляция генной активности у высших организмов намного сложнее, чем у бактерий. У эукариот наряду с регуляторными процессами, влияющими на функционирование отдельной клетки, существуют системы регуляции организма как целого. Гормоны образуются в специализированных клетках желез внутренней секреции и с кровью разносятся по всему телу. Но регулируют они процессы синтеза и-РНК и белков лишь в так называемых клетках-мишенях. Гормоны связываются с белками-рецепторами, расположенными в мембранах таких клеток, и включают системы изменения структуры клеточных белков. Те, в свою очередь, могут влиять как на синтез белков на рибосомах, так и на транскрипцию определенных генов. Каждый гормон через систему по-



Андре Мишель Львов (р. 1902) — французский микробиолог и биохимик. За блестящие работы по выяснению регуляторных механизмов у бактерий вместе с Ф. Жакобом и Ж. Моно получил Нобелевскую премию



Жак Люсьен Моно (1910—1976) — французский биохимик и микробиолог. Разработал механизмы биосинтеза белка; теорию роста и развития бактерий, доказал возможность управления этим ростом; предложил (с Ф. Моно и А. Львовым) схему синтеза белка в клетке бактерии. Лауреат Нобелевской премии

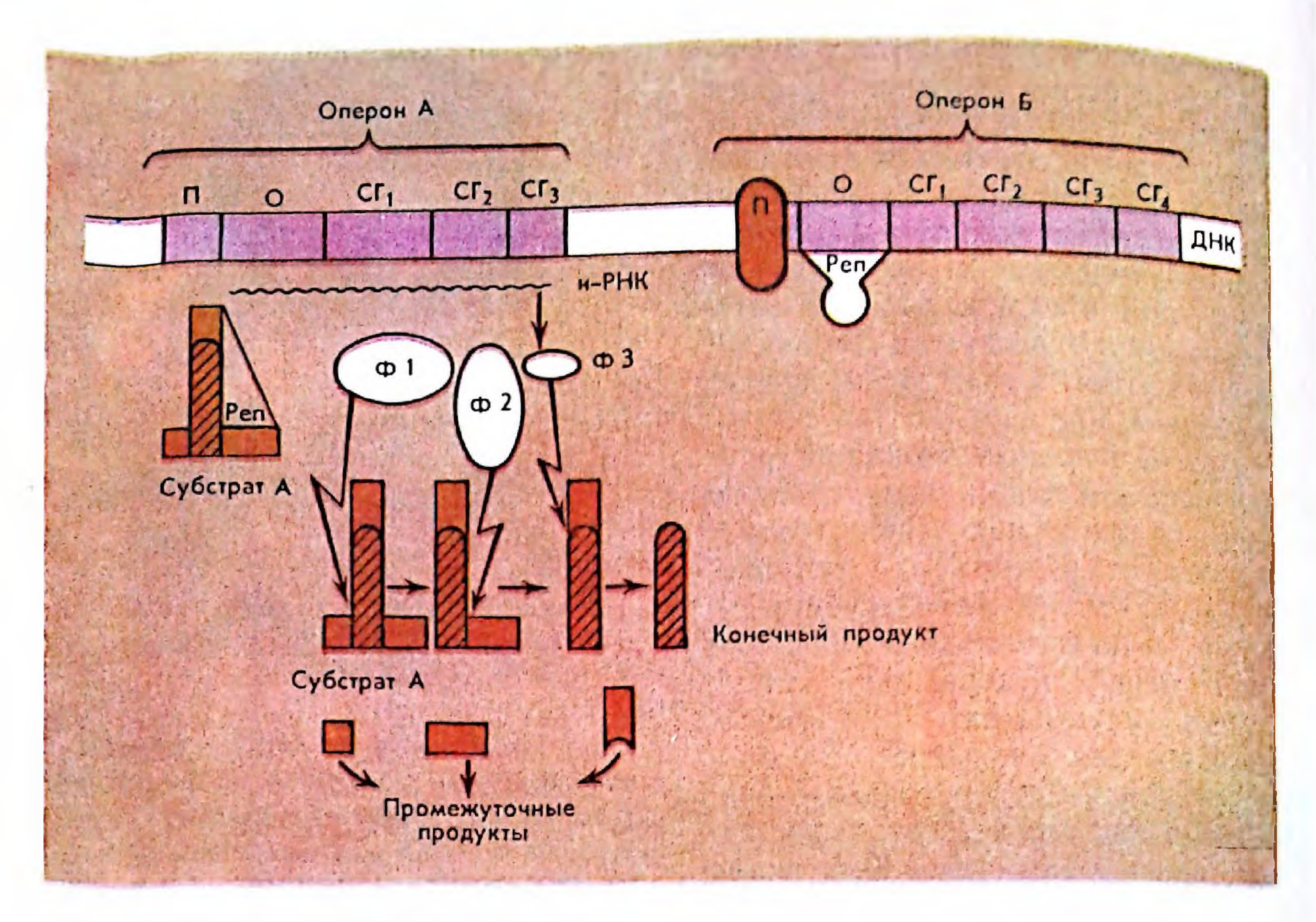


Рис. 51. Схема регуляции синтеза белков.
П — промотор, О — оператор, СГ — структурные гены, Реп — белок-репрессор, $Ф_1$, $Ф_2$, $Ф_3$ — ферменты

средников активирует свою группу генов. Так, адреналин включает синтез ферментов, расщепляющих гликоген мышц до глюкозы, а другой гормон — инсулин влияет на образование гликогена из глюкозы в печени.

В отличие от прокариот, у которых процессы транскрипции и трансляции не разобщены во времени и пространстве, у эукариот синтез РНК происходит в ядре клетки, а синтез белков на рибосомах в цитоплазме. Образующиеся в ядре информационные РНК подвергаются там целому ряду изменений под действием ферментов и в комплексе с различными белками проходят через ядерную оболочку. Разные и-РНК транслируются в разное время после их образования. Это зависит от того, с какими белками они связаны в цитоплазме. В отсутствие гормонального сигнала некоторые РНК остаются нетранслированными долгое время.

Разнообразие форм и функций клеток разных органов зависит от сложного взаимодействия различных генов между собой и с многочисленными веществами, попадающими в клетку извне или образующимися внутри нее. Познание регуляторных механизмов транскрипции и трансляции необходимо для управления процессами реализации генетической информации.

? 1. Молекулы каких полимеров принимают участие в процессе трансляции. Какова их роль в этом процессе?

2. На какие этапы можно разделить процесс трансляции? Дайте характеристику каждому этапу.

3. От чего зависит реализация генетической информации в клетке? Какие механизмы осуществляют ее регуляцию?

4. Объясните механизм регуляции транскрипции на примере клеток бактерий. Чем обусловлена сложность изучения этого процесса у многоклеточных эукариотических организмов?

5. Какие перспективы могут открыться в научной и практической деятельности человека с овладением механизмами реализации генетической информации?

§ 17. Генная инженерия

Задачи генной инженерии — Плазмиды — Методы генной инженерии

Задачи генной инженерии. Современный уровень наших знаний биохимии, молекулярной биологии и генетики позволяет рассчитывать на успешное развитие новой биотехнологии — *генной инженерии*, т. е. совокупности методов, позволяющих путем операций in vitro (в пробирке) переносить генетическую информацию из одного организма в другой. Перенос генов дает возможность преодолевать межвидовые барьеры и передавать отдельные наследственные признаки одних организмов другим. Цель генной инженерии — не воплощение в реальность мифов о кентаврах (человеко-конях) и русалках (человеко-рыбах), а получение клеток (в первую очередь бактериальных), способных в промышленных масштабах нарабатывать некоторые «человеческие» белки. Так, с 1980 г. гормон роста человека — соматотропин получают из бактерии E. coli (кишечной палочки). Соматотропин представляет собой полипептидную цепь, состоящую из 191 аминокислоты. Он вырабатывается в гипофизе и контролирует рост человеческого тела; его недостаток приводит к карликовости. Соматотропин — единственное средство лечения детей, страдающих карликовостью из-за недостатка этого гормона. До развития генной инженерии его выделяли из гипофизов от трупов. Соматотропин, синтезированный в специально сконструированных клетках бактерий, имеет очевидные преимущества: он доступен в больших количествах, его препараты являются биохимически чистыми и свободны от вирусных загрязнений.

В 1979 г. из 60 млн. больных сахарным диабетом во всем мире лишь 4 млн. получали препарат инсулина — гормона поджелудочной железы, регулирующего уровень сахара в крови и клетках. Инсулин выделяли из поджелудочных желез забиваемых коров и свиней, что сложно и дорого. С 1982 г. этот гормон получают в промышленных масштабах из бактерий E. coli, содержащих ген человеческого инсулина.

Плазмиды. Каким же образом гены человека были введены в бактериальные клетки? Наиболее распространенным методом генной инженерии является метод получения *рекомбинантных, т. е. содержащих чужеродный ген, плазмид. Плазмиды представляют собой кольцевые двухцепочечные молекулы ДНК*, состоящие из нескольких тысяч пар нуклеотидов. Каждая бактерия помимо основной, не покидающей клетку молекулы ДНК ($5 \cdot 10^6$ пар нуклеотидов), может содержать несколько различных плазмид, которыми она обменивается с другими бактериями. Плазмиды являются автономными

генетическими элементами, реплицирующимися (т. е. размножающимися) в бактериальной клетке не в то же время, что основная молекула ДНК. Хотя на долю плазмид приходится лишь небольшая часть клеточной ДНК, именно они несут такие жизненно важные для бактерии гены, как гены лекарственной устойчивости. Разные плазмиды содержат разные гены устойчивости к антибактериальным препаратам.

Большая часть таких препаратов — антибиотиков используется в качестве лекарств при лечении ряда заболеваний человека и домашних животных. Бактерия, имеющая разные плазмиды, приобретает устойчивость к различным антибиотикам, к солям тяжелых металлов. При действии определенного антибиотика на бактериальные клетки плазмиды, придающие устойчивость к нему, быстро распространяются среди бактерий, сохраняя им жизнь. Простота устройства плазмид и легкость, с которой они «входят и выходят» из бактерий, используются генными инженерами для введения в клетки бактерий генов высших организмов.

Мощным инструментом генной инженерии являются открытые в





Рис. 52. Схема действия рестриктаз

1974 г. ферменты — *рестрикционные эндонуклеазы,* или *рестриктазы.* Рестрикция буквально означает «ограничение». Бактериальные клетки вырабатывают рестриктазы для разрушения инородной, в первую очередь фаговой ДНК, что необходимо для ограничения вирусной инфекции. Рестриктазы узнают определенные последовательности нуклеотидов (так называемые *сайты* — участки узнавания) и вносят симметричные, расположенные наискось друг от друга, разрывы в цепях ДНК на равных расстояниях от центра сайта узнавания. В результате на концах каждого фрагмента рестриктированной ДНК образуются короткие одноцепочечные «хвосты», называемые *липкими концами* (рис. 52).

Из разных видов бактерий выделено около 200 различных рестриктаз, для которых описаны сайты рестрикции.

Методы генной инженерии. Для получения рекомбинантной плазмиды ДНК одной из плазмид расщепляется выбранной рестриктазой. Ген, который нужно ввести в бактериальную клетку, выщепляют из ДНК хромосом человека с помощью той же рестрикционной эндонуклеазы, поэтому его «липкие» концы являются комплементарными нуклеотидным последовательностям на концах плазмиды. Ферментом лигазой «сшивают» оба куска ДНК (гена и плазмиды), в результате получается рекомбинантная кольцевая плазмида, которую вводят в бактерию E. coli. (рис. 53). Все потомки этой бактерии, называемые *клоном,* содержат в плазмидах чужеродный ген и способны вырабатывать белок, кодируемый этим геном. Весь процесс получения таких бактерий, называемый *клонированием,* состоит из последовательных стадий:

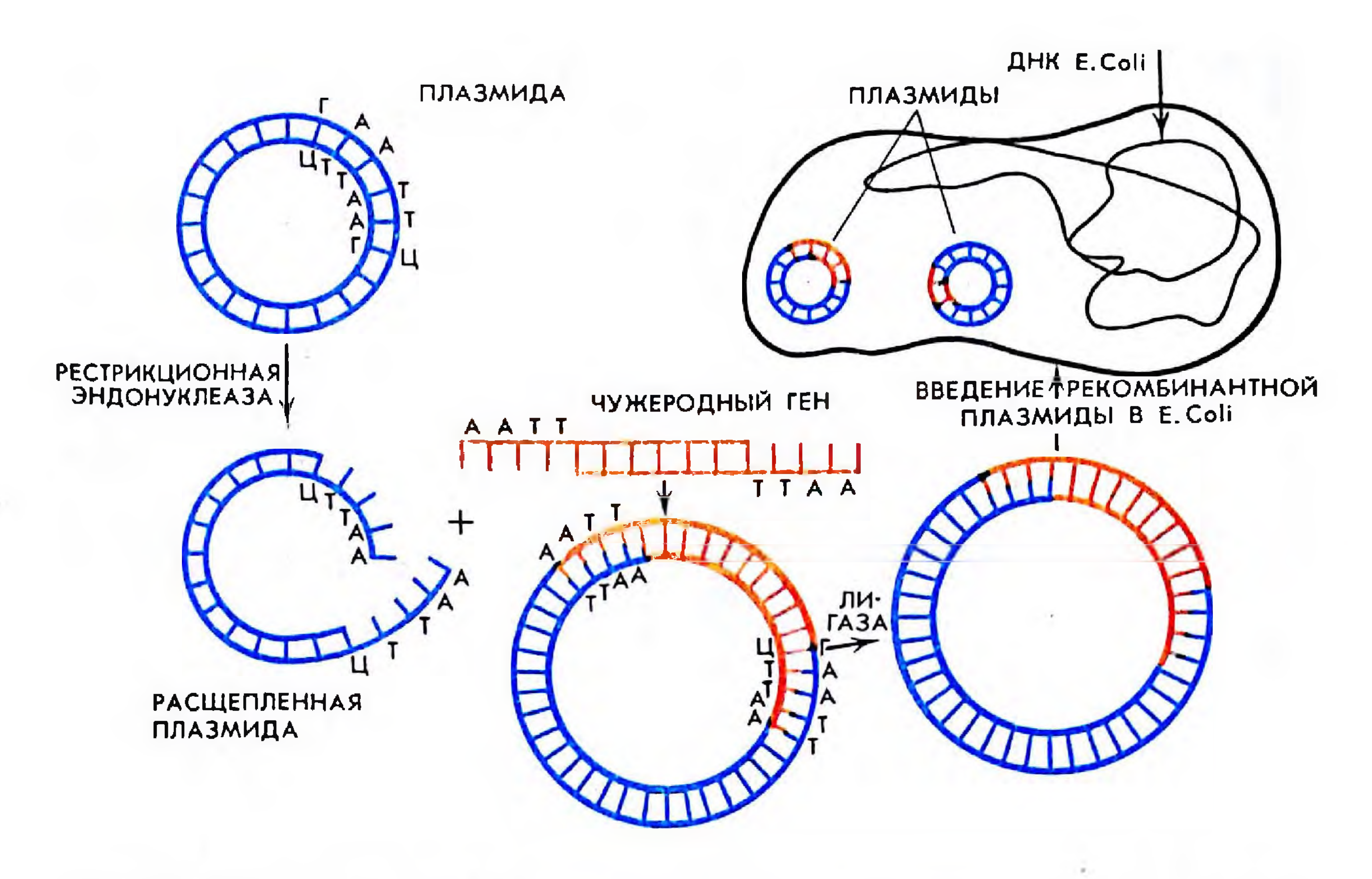


Рис. 53. Схема встраивания гена в плазмиду и введение рекомбинантной плазмиды в бактерию E. coli

1. Рестрикция — разрезание ДНК человека рестрикционной эндонуклеазой (рестриктазой) на множество различных фрагментов, но с одинаковыми «липкими» концами. Такие же концы получают при разрезании плазмидной ДНК той же рестриктазой.

2. Лигирование — включение фрагментов ДНК человека в плазмиды благодаря «сшиванию липких концов» ферментом лигазой.

3. Трансформация — введение рекомбинантных плазмид в бактериальные клетки, обработанные специальным образом — так, чтобы они на короткое время стали проницаемыми для макромолекул. Однако плазмиды проникают лишь в часть обработанных бактерий. Трансформированные бактерии вместе с плазмидой приобретают устойчивость к определенному антибиотику. Это позволяет их отделить от нетрансформированных бактерий, погибающих на среде, содержащей этот антибиотик. Для этого бактерии высевают на студнеобразную питательную среду, предварительно разведя их так, чтобы при рассеве клетки находились на значительном расстоянии друг от друга. Каждая из трансформированных бактерий размножается и образует колонию из многих тысяч потомков — клон.

4. Скрининг — отбор среди клонов трансформированных бактерий тех, которые содержат плазмиды, несущие нужный ген человека. Для этого все бактериальные колонии накрывают специальным фильтром. Когда его снимают, на нем остается отпечаток колоний, так как часть клеток из каждого клона прилипает

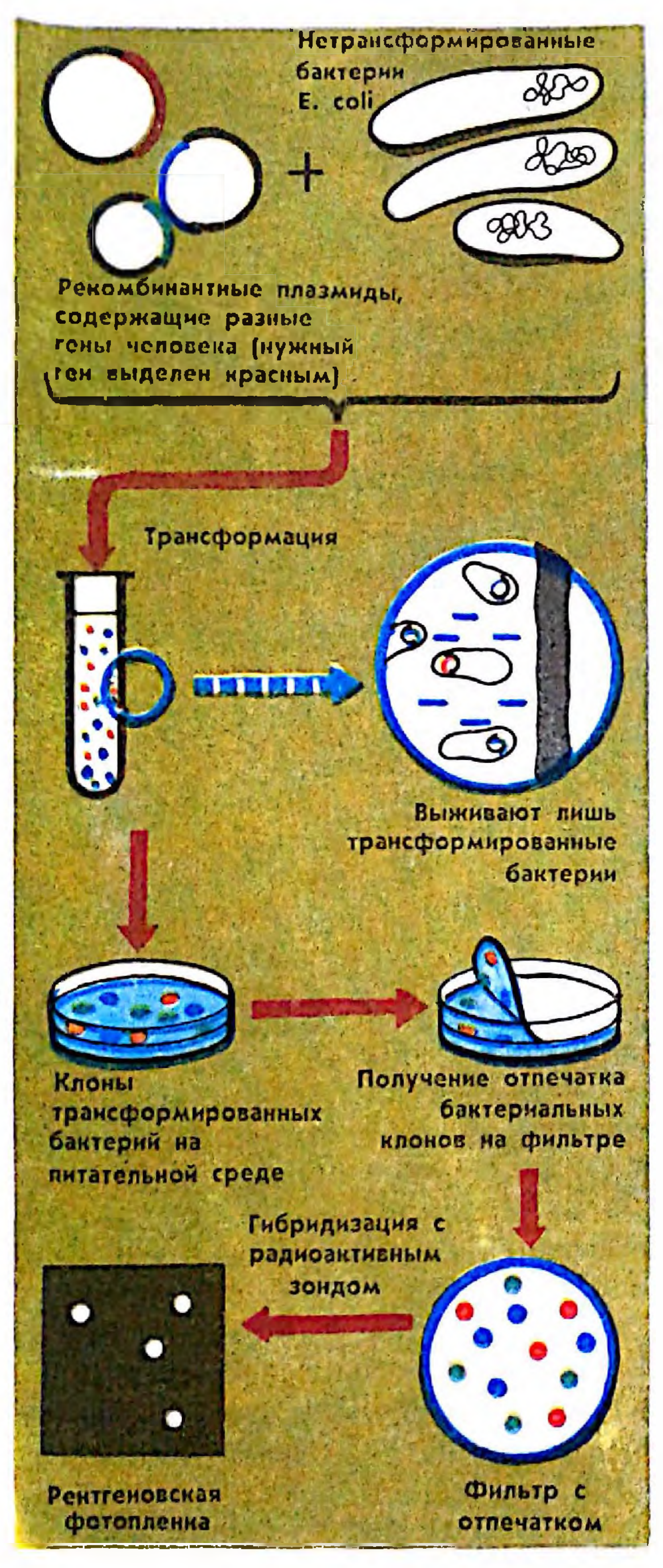


Рис. 54. Трансформация бактерий и скрининг клонов

к фильтру. Затем проводят молекулярную гибридизацию. Фильтры погружают в раствор с радиоактивно меченным зондом. Зонд — это полинуклеотид, комплементарный части искомого гена. Он гибридизуется лишь с теми рекомбинантными плазмидами, которые содержат нужный ген. После гибридизации на фильтр в темноте накладывают рентгеновскую фотопленку и через несколько часов ее проявляют. Положение засвеченных участков на пленке, образовавшихся из-за радиоактивной метки зонда, позволяет найти среди множества клонов трансформированных бактерий те, которые имеют плазмиды с нужным геном (рис. 54).

Не всегда удается точно вырезать нужный ген с помощью рестриктаз. Многие гены расщепляются этими ферментами на несколько частей, некоторые гены не содержат последовательностей, узнаваемых рестриктазами. Поэтому в ряде случаев процесс клонирования начинают не с вырезания из хромосом случайных фрагментов ДНК, а с целенаправленного получения нужного гена. Для этого из клеток человека выделяют и-РНК, являющуюся транскрипционной копией этого гена, и с помощью фермента — обратной транскриптазы синтезируют комплементарную ей цепь ДНК. Затем и-РНК, служившая матрицей при синтезе ДНК, уничтожается РНК-азой Н — специальным ферментом, способным гидролизовать цепь РНК, спаренную с цепью ДНК. Оставшаяся цепь ДНК служит матрицей для синтеза обратной транскриптазой комплементарной второй цепи ДНК.

Получившаяся двойная спираль ДНК носит название *к-ДНК* (комплементарная ДНК). Она соответствует гену, с которого была считана и-РНК, запущенная в систему с обратной транскриптазой. Такая к-ДНК встраивается в плазмиду, которой трансформируют бактерии и получают клоны, содержащие только выбранные гены человека (рис. 55). С по-

мощью клонирования можно получить более миллиона копий любого фрагмента ДНК человека или другого высшего организма. Это позволяет изучить первичную структуру клонированного фрагмента, что приближает нас к пониманию организации структуры хромосомы. Если клонированный фрагмент кодирует белок, то экспериментально можно изучить механизм, регулирующий транскрипцию этого гена, а также наработать нужный белок в том количестве, которое требуется для медицинских или исследовательских целей. Кроме того, клонированный фрагмент ДНК одного организма можно ввести в клетки другого организма. Уже предпринимаются попытки вводить в те или иные культурные растения гены, обеспечивающие устойчивость к ряду болезней. Не за горами вмешательство в наследственную программу, полученную ребенком от родителя. Станет возможным введение в зародыш на ранних этапах его развития каких-либо недостающих генов и тем самым избавление людей от страданий, вызываемых генетическими болезнями.

Сегодня накапливаются клонированные фрагменты ДНК человека, ряда сельскохозяйственных животных и растений. Коллекцию разных клонов называют *клонотекой, геномной библиотекой* или *банком генов.* Для полной библиотеки генома человека требуется получить около 800 тыс. разных клонов.

Процесс выделения и клонирования генов в значительной степени автоматизирован.

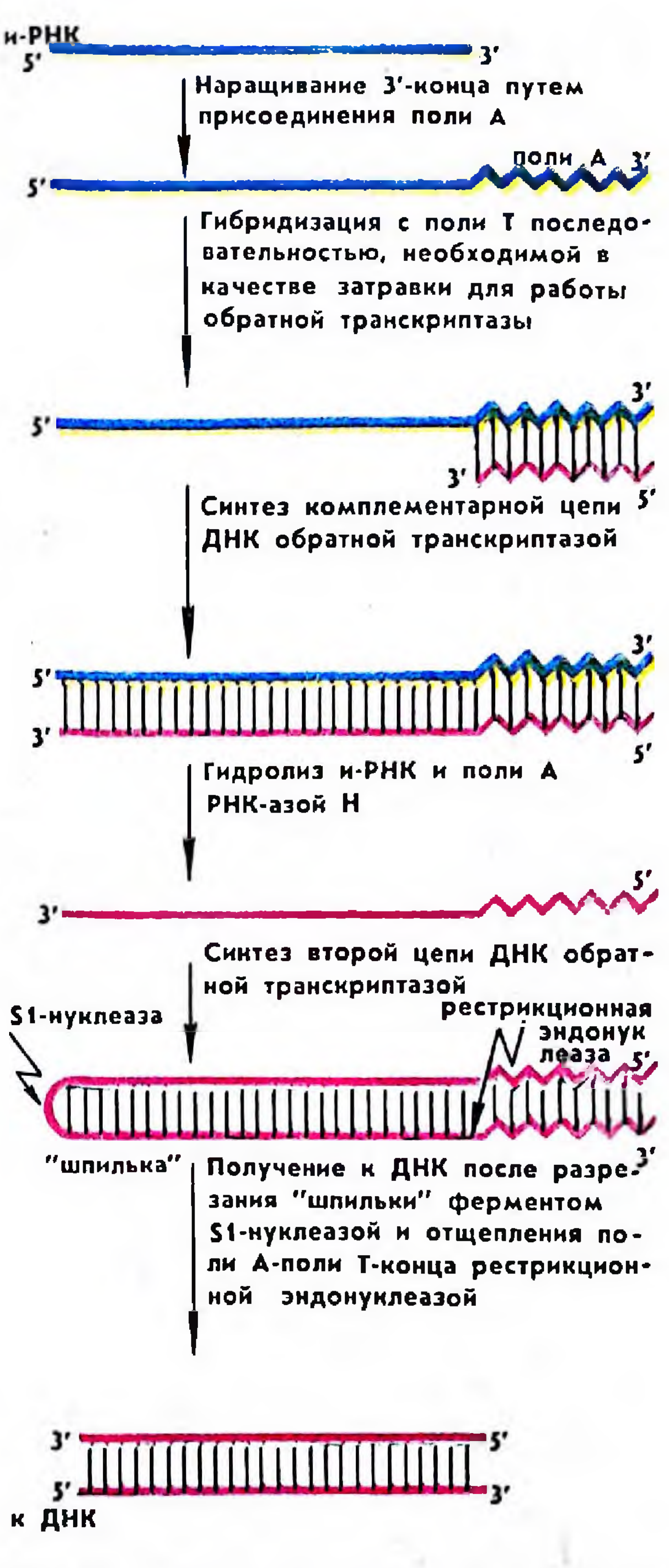


Рис. 55. Синтез двухцепочечной к-ДНК по матрице и-РНК обратной транскриптазой

?

1. Какие научные открытия используются в генной инженерии?

2. Назовите основные методы работы в генной инженерии. Какие вы видите особенности этих методов и с чем они связаны?

3. Какую плазмиду можно назвать рекомбинантной? Дайте анализ последовательности стадий получения рекомбинантной плазмиды.

4. Какие перспективы открываются перед генной инженерией?

§ 18. Вирусы

Вирусы — инфекционные агенты — Строение вирусов — Размножение вирусов — Вирусы — факторы изменения генетической информации организмов

Вирусы — это неклеточная форма жизни. Они являются облигатными паразитами, т. е. такими паразитами, которые могут функционировать только внутри одно- или многоклеточного организма.

Первооткрыватель вирусов Д. И. Ивановский выявил два их основных свойства — они столь малы, что проходят через фильтры, задерживающие бактерии, и их невозможно, в отличие от клеток, выращивать на искусственных питательных средах. Лишь с помощью электронного микроскопа удалось увидеть эти мельчайшие из живых существ (от 20 до 3000 нм) и оценить многообразие их форм.



Дмитрий Иосифович Ивановский (1863—1920) — отечественный ученый. Открыл проходящий через фильтр (в отличие от бактерий) возбудитель болезни табака (табачной мозаики). Это был впервые описанный вирус

Вирусы — инфекционные агенты. По остроумному определению нобелевского лауреата П. Медавара, вирусы — «это плохие новости в упаковке из белка». В значительной степени это действительно так: ведь попавшие в клетку вирусные гены — «плохие новости» приводят к нарушению нормальных процессов в клетке, в ряде случаев к ее гибели, а также к заболеванию всего организма. Недаром свое название вирусы получили от латинского слова virus — яд.

Ни один из известных вирусов не способен к самостоятельному существованию. Лишь попав в клетку, генетический материал вируса воспроизводится, переключая работу клеточных биохимических конвейеров на производство вирусных белков: как ферментов, необходимых для репликации вирусного генома — всей совокупности его генов, так и белков оболочки вируса. В клетке же происходит и сборка из нуклеиновых кислот и белков многочисленных потомков одного попавшего в нее вируса.

В зависимости от длительности пребывания вируса в клетке и характера изменения ее функционирования различают три типа вирусной инфекции.

Если образующиеся вирусы одновременно покидают клетку, то она разрывается и гибнет. Вышедшие из нее вирусы поражают новые клетки. Так развивается *литическая* инфекция (греч. lysis — разрушение, растворение).

При вирусной инфекции другого типа, называемой *персистентной* (стойкой), новые вирусы покидают клетку-хозяина постепенно. Клетка

продолжает жить и делиться, производя новые вирусы, хотя ее функционирование может изменяться.

Третий тип инфекции называется *латентным* (скрытым). Генетический материал вируса встраивается в хромосомы клетки и при ее делении воспроизводится и передается дочерним клеткам. При определенных условиях в некоторых из зараженных клеток латентный вирус активируется, размножается, и его потомки покидают клетки. Инфекция развивается по литическому или персистентному типу.

Строение вирусов. Вне зависимости от типа инфекции и характера заболевания все вирусы можно рассматривать как генетические элементы, одетые в защитную белковую оболочку и способные переходить из одной клетки в другую.

Отдельные вирусные частицы — *вирионы* представляют собой симметричные тела, состоящие из повторяющихся элементов. В сердцевине каждого вириона находится генетический материал, представленный молекулами ДНК или РНК. Велико разнообразие форм этих молекул: есть вирусы, содержащие двухцепочечную ДНК в кольцевой или линейной форме; вирусы с одноцепочечной кольцевой ДНК; одноцепочечной или двухцепочечной РНК; содержащие две идентичные одноцепочечные РНК.

Генетический материал вируса (*геном*) оружен *капсидом* — белковой оболочкой, защищающей его как от действия нуклеаз — ферментов, разрушающих нуклеиновые кислоты, так и от воздействия ультрафиолетового излучения. Капсиды состоят из многократно повторенных полипептидных цепей одного или нескольких типов белков. В основе взаимодействия вирусных белков друг с другом и с нуклеиновой кислотой лежит

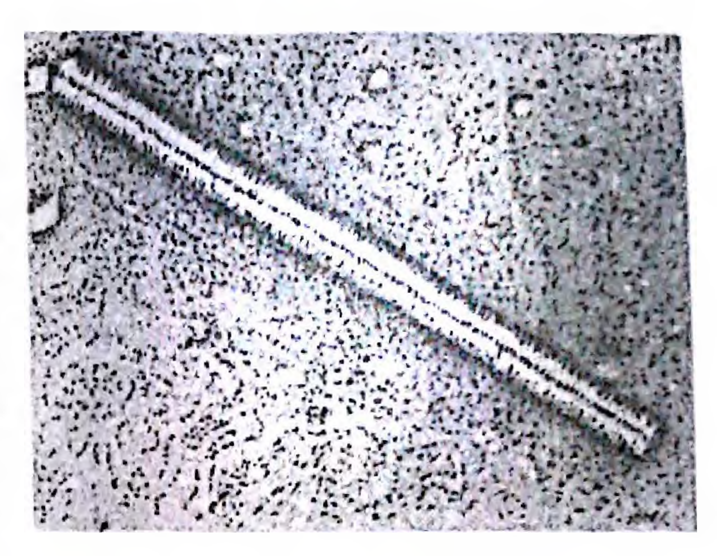


Рис. 56. Электронная микрофотография вируса табачной мозаики (ВТМ)

закон термодинамики, гласящий, что устойчивость системы приобретается при достижении минимального уровня свободной энергии. Для каждого вируса существует свой набор белков, который при сборке вириона дает оптимальную в энергетическом плане форму капсида. Большинство вирусов построены по одному из двух типов симметрии — спиральной или кубической.

Вирионы со спиральной симметрией имеют форму продолговатых палочек (рис. 56). В центре находится спирально закрученная нуклеиновая кислота (рис. 57). Капсид состоит из идентичных субъединиц белка, спирально расположенных вдоль молекулы нуклеиновой кислоты. По спиральному типу симметрии построено большинство вирусов, поражающих растения, и некоторые вирусы бактерий, так называемые *бактериофаги* или просто *фаги* (рис. 58).

Большая часть вирусов, вызывающих инфекции у человека и животных, имеет кубический тип симметрии. Капсид почти всегда имеет форму икосаэдра — правильного двадцатигранника с двенадцатью

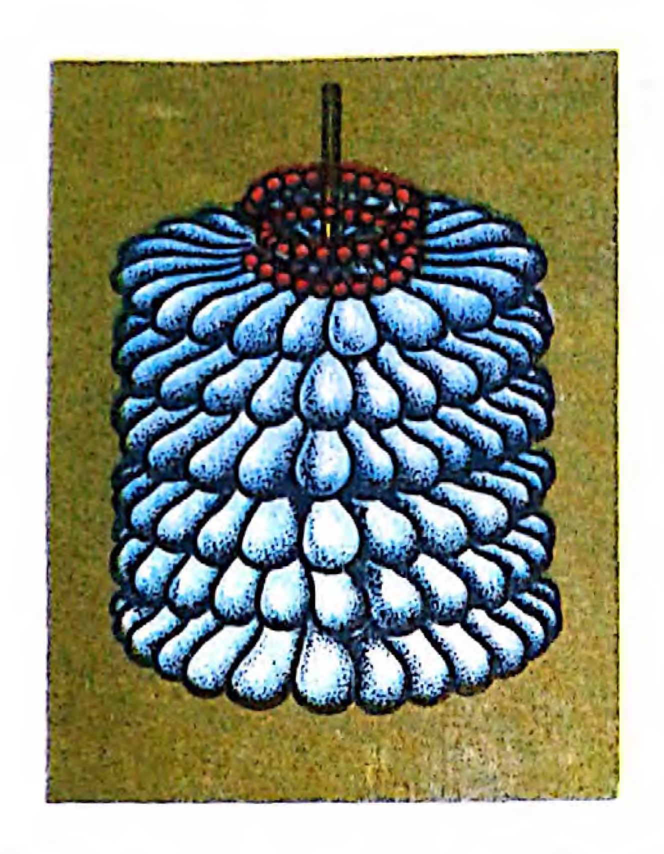


Рис. 57. Модель части ВТМ, на которой показана спиральная укладка белковых субъединиц вокруг одноцепочечной молекулы РНК

вершинами и с гранями из равносторонних треугольников (рис. 59).

Существуют вирусы и с более сложным строением. Некоторые фаги помимо икосаэдрической головки, содержащей генетический материал, имеют полый цилиндрический отросток, окруженный чехлом из сократительных белков и заканчивающийся шестиугольной площадкой с шестью короткими выростами и шестью длинными фибриллами — нитями. Такая сложная конструкция обеспечивает впрыскивание генетического материала фага внутрь бактериальной клетки.

Многие вирусы помимо белкового капсида имеют внешнюю оболочку. Кроме вирусных белков и гликопротеинов (белков, ковалентно связанных с углеводными молекулами) она содержит еще и липиды, позаимство-



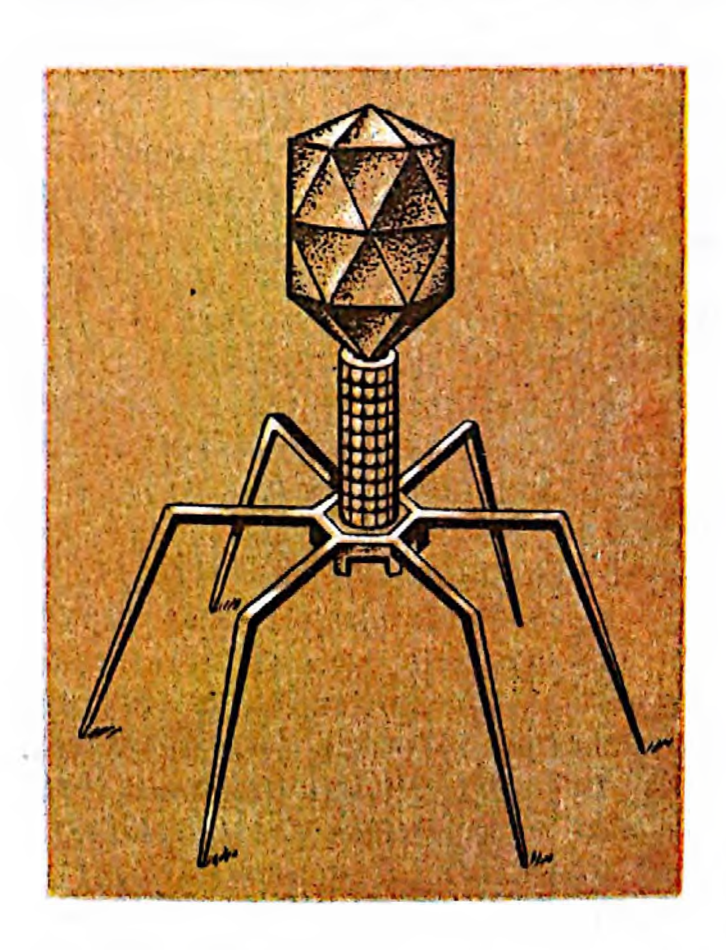


Рис. 58. Электронная микрофотография вирионов Т4 в зараженных клетках (*слева*); схематическое изображение фага Т4

ванные из плазматической мембраны клетки-хозяина. Вирус гриппа — пример спирального вириона в оболочке с кубическим типом симметрии.

Современная классификация вирусов основана на виде и форме их нуклеиновой кислоты, типе симметрии и наличии или отсутствии внешней оболочки.

Размножение вирусов. Размножение вирусов включает в себя три процесса: репликацию вирусной нуклеиновой кислоты, синтез вирусных белков и сборку вирионов.

Разнообразие видов и форм вирусных нуклеиновых кислот определяет и разнообразие способов их репликации. Бактериофаг Т4 имеет одну двухцепочечную линейную молекулу ДНК, состоящую из $160 \cdot 10^3$ пар нуклеотидов. В ней закодировано более 150 различных белков, в том числе более 30 белков, участвующих в репликации фаговой ДНК. Обезьяний вирус SV40 имеет двухцепочечную кольцевую ДНК. У вируса оспы две комплементарные цепи линейной ДНК на обоих концах соединены одна с другой ковалентной фосфодиэфирной связью. Этот самый крупный из известных вирусов содержит более 240 генов. Репликация у вирусов с двухцепочечной ДНК принципиально не отличается от репликации бактериальной или эукариотической ДНК.

Паразитирующие в бактериальных клетках E. coli фаги M13 и λX174 имеют кольцевую одноцепочечную ДНК. В зараженной клетке бактериальные ферменты репликации синтезируют комплементарную ей цепь, которая служит матрицей для образования фаговых ДНК. Они соединяются с фаговыми белками, также синтезированными бактериальными ферментами, и новые фаги покидают клетку-хозяина.



Рис. 59. Модель икосаэдра

Многие вирусы растений содержат одну линейную молекулу РНК, например первый из описанных вирус табачной мозаики (ВТМ). Молекула РНК ВТМ заключена в белковый капсид, состоящий из 2130 идентичных полипептидных субъединиц. В 1955 г. в изящном эксперименте с «переодеванием» Френкель-Конрад впервые показал, что РНК может выполнять функцию носителя генетической информации. (Для ДНК эта функция была доказана раньше.) Он взял два штамма ВТМ, дающих различные картины поражения листьев табака. Отделив белки от РНК, он реконструировал вирионы таким образом, чтобы РНК из одного штамма покрывалась белковым чехлом другого. Картина поражения листьев, зараженных реконструированным вирусом, не зависела от того, какому штамму принадлежали белки, она определялась лишь РНК.

Репликация РНК вируса табачной мозаики осуществляется ферментом, называемым *РНК-зависимой РНК-полимеразой*, закодированной в геноме вируса. Сначала этот фермент строит комплементарную цепь РНК, так называемую *минус-цепь* (она не кодирует белки в отличие от





Говард Темин (р. 1934) и *Дэвид Балтимор* (р. 1938) — американские вирусологи. При изучении влияния онкогенных РНК-содержащих вирусов на генетический аппарат клетки открыли независимо друг от друга явление обратной транскрипции, т. е. способность синтезировать ДНК на молекуле РНК. Лауреаты Нобелевской премии

вирусной РНК, кодирующей белки и поэтому называемой *плюс-цепью*), а затем по ней, как по матрице, синтезирует множество вирусных РНК.

У так называемых вирусов с «негативными» геномами, к которым относится вирус гриппа, инфицирующая РНК является минус-цепью и не кодирует белков. Только комплементарная ей плюс-цепь РНК, синтезирующаяся в зараженных вирусом клетках, несет информацию о создании новых вирусных частиц. Она же служит матрицей для образования большого количества вирусных минус-цепей РНК.

Две одинаковые одноцепочечные молекулы РНК внутри икосаэдрического белкового капсида содержат некоторые онкогенные (опухолеродные) вирусы. Они имеют еще и внешнюю оболочку, состоящую из двойного липидного слоя плазматической мембраны клетки-хозяина, а также белков и гликопротеинов вирусного происхождения. Такое же строение имеет вирус иммунодефицита человека (ВИЧ), вызывающий синдром приобретенного иммунного дефицита (СПИД).

Из онкогенных вирусов первым был открыт вирус саркомы Рауса (ВСР), вызывающий злокачественные опухоли у кур. Изучение механизма трансформации клетки, т. е. превращение из нормальной в раковую, привело в 1970 г. американских ученых Г. Темина и Д. Балтимора к открытию явления обратной транскрипции. ВСР содержит фермент, называемый *обратной транскриптазой*. Он представляет собой ДНК-полимеразу, которая сначала синтезирует цепь ДНК, используя в качестве матрицы одну из идентичных молекул вирусной РНК, а затем вторую, комплементарную цепь ДНК. В результате образуется двухцепочечная ДНК (рис. 60). Она может встроиться в хромосому клетки-хозяина. Такой процесс встраивания в хромосомную ДНК называют *ин-*

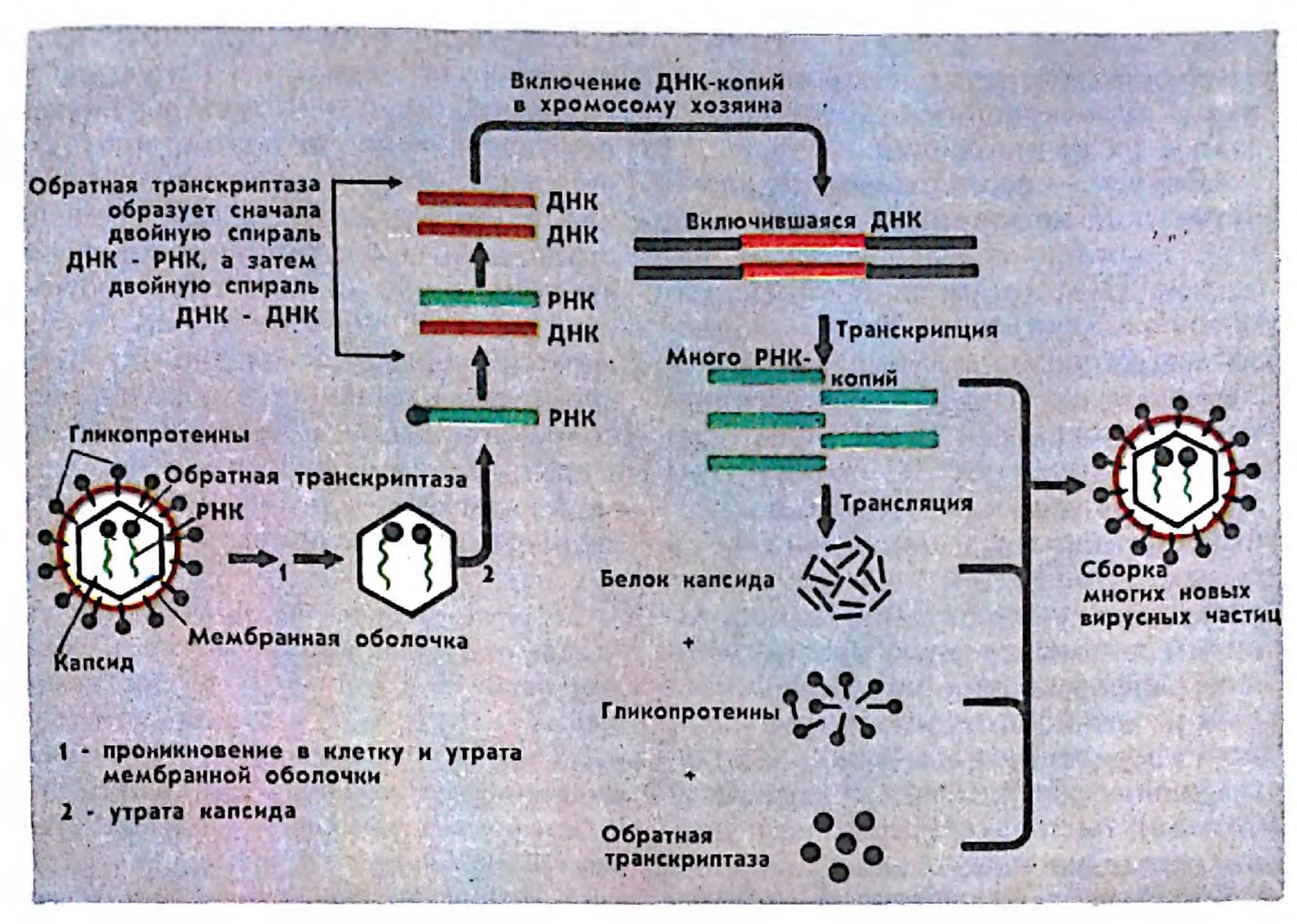


Рис. 60. Жизненный цикл ретровируса

теграцией. Вирусный геном в форме интегрированной ДНК, синтезированной по проникшей в клетку вирусной РНК с помощью обратной транскриптазы, называется провирусом. Провирус становится частью генетического материала клетки, реплицируется вместе с клеточной ДНК и при делении передается дочерним клеткам. В скрытой (латентной) форме провирус может пребывать бесконечно долгое время, переходя от родителей к потомкам через сперматозоид или яйцеклетку.

Канцерогенные, т. е. приводящие к раку, факторы, такие, как рентгеновые лучи, табачный дым, асбестовая пыль, некоторые продукты переработки нефти, бензол и другие, могут активировать провирус в отдельных клетках. В них образуются вирусные РНК и белки, происходит злокачественная трансформация. Раковые клетки отличаются от нормальных тремя главными признаками: 1) они быстрее делятся, затрачивая большое количество энергии молекул АТФ; 2) они частично дедифференцируются, т. е. утрачивают часть признаков, приобретенных клетками в процессе развития организма, и становятся похожими на зародышевые клетки; 3) они иногда теряют присущую в норме способность к тесному сцеплению с соседними клетками, а поэтому могут отделяться от них, перемещаться в другие части тела и давать начало новым опухолям, т. е. метастазировать

РНК-содержащие вирусы, являющиеся первопричиной злокачественной трансформации, называют *онко-*

генными ретровирусами (лат. retro — возврат назад) из-за того, что обратная транскрипция — необходимый этап в их размножении.

Вирусы — факторы изменения генетической информации организмов. При нормальной транскрипции вирусной ДНК, интегрированной в хромосому клетки, могут транскрибироваться и расположенные рядом хозяйские гены. При обратной транскрипции вирусной РНК эти гены могут встроиться в хромосомы другого организма и оказаться в необычном для них окружении. Тем самым ретровирусы могут не только переносить гены, привнося в организмы дополнительную наследственную информацию, но и изменять работу хозяйских генов. Ретровирусы могут переносить гены между клетками одного организма, между организмами не только одного, но и разных видов или классов, когда половая гибридизация исключена. Поток генов между далекими организмами представляется очень реальным — на это указывает сходство у самых разных животных генов, одновременно входящих в состав ретровирусов. Сегодня вирусы рассматривают не только как возбудителей инфекционных болезней, но и как переносчиков генетической информации между видами. Кроме того, сам факт попадания вируса в живую клетку и перестраивание ее биохимических конвейеров на создание вирусного потомства если не убивает клетку, то не проходит для нее бесследно. Разрывы хромосом, изменения в порядке расположения генов, а также изменения в самих генах остаются в «генетической памяти» клеток, посещенных незваными пришельцами.

?

1. Проведите анализ строения вируса. Какими отличительными особенностями обладает вирус по отношению к другим живым организмам?

2. Почему вирус проявляет свойство живого организма только внедрившись в клетку?

3. Чем определяется разнообразие форм вирусных частиц?

4. Как размножается вирус, каковы особенности этого процесса?

5. Какое влияние оказывают вирусы на живые организмы?

6. Какое значение имеют вирусы в жизни человека?

Глава V. ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Живая природа чрезвычайно разнообразна. В настоящее время Землю населяет, по оценкам некоторых специалистов, несколько миллионов видов. Многие из них, например бактерии и простейшие, существуют в виде отдельных клеток. Высшие растения, животные и грибы являются многоклеточными организмами.

Одноклеточные сочетают в себе свойства клетки и организма. Среди них есть просто устроенные организмы, такие, как амебы, и высокоорганизованные, как инфузории. У многоклеточных организмов разные клетки специализируются на выполнении различных функций. Для того чтобы многоклеточный организм существовал как целое, деятельность отдельных клеток должна быть хорошо согласована и подчинена задачам обеспечения деятельности целого организма. С появлением многоклеточности возникли системы взаимодействия клеток, усложнились механизмы регуляции работы генетического аппарата клеток, принципиально усложнилось *индивидуаль-*

ное развитие организма (онтогенез).

Развитие многоклеточных организмов связано с размножением клеток и возникновением морфологических и функциональных различий между ними.

§ 19. Размножение клеток

Интерфаза — Митоз — Амитоз — Нарушение митоза — Биологическое значение митоза

Представление о самовоспроизведении клеток сложилось у биологов к середине XIX в. В концентрированной форме его выразил один из основоположников клеточной теории Р. Вирхов в утверждении: «Всякая клетка от клетки» (omnis cellula ex cellulae). К началу нашего века микроскописты описали основные этапы клеточного деления, получившего название *митоз.* Они установили, что разделению клеток предшествует продольное расщепление хромосом и что хромосомы, распределяющиеся между дочерними клетками, до мельчайших деталей повторяют строение хромосом материнской клетки.

Именно равномерное распределение хромосом между дочерними клетками является главным при митотическом делении.

Для того чтобы в ряду клеточных поколений сохранялось и строго поддерживалось количество ядерного содержимого, делению обязательно предшествует удвоение хромосом, т. е. *митоз составляет единое целое с периодом, во время которого происходит удвоение генетического материала.*

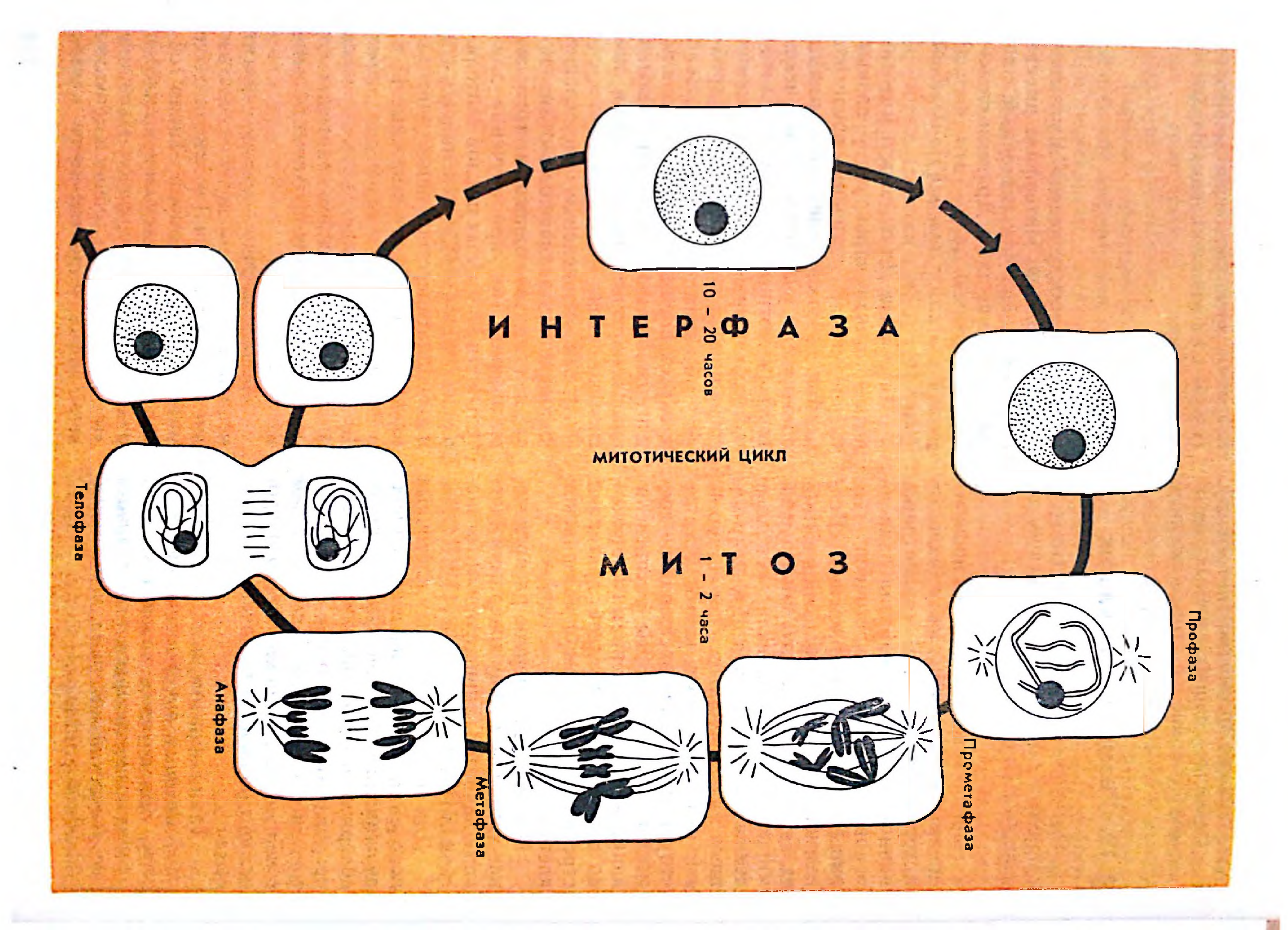
Таким образом, *митоз — это способ деления эукариотических клеток, при котором каждая из двух вновь возникающих клеток получает генетический материал, идентичный исходной клетке.*

Период между делением называется *интерфазой.* Интерфаза вместе с митозом образуют клеточный, или митотический, цикл. Другими словами, *клеточный цикл — это период жизни клетки от деления до деления* (рис. 61).

Интерфаза. Длительность митотического цикла варьирует у разных организмов в широких пределах. Самые короткие клеточные циклы обнаружены у дробящихся яиц некоторых животных. Например, у золотой рыбки первые деления дробления совершаются через 20 мин (подробнее об этом в § 20). Довольно распространены митотические циклы длительностью 18—20 ч. Встречаются циклы, которые продолжаются несколько суток.

Время от деления до деления клеток может значительно отличаться в пределах одного и того же организма. Так, при изучении длительности клеточных циклов эпителиальных клеток мыши выяснилось, что в двенадцатиперстной кишке эпителиальные клетки делятся каждые 11 ч, в тощей кишке — примерно через 19 ч, в роговице глаза — через 3 суток, а в кожном эпителии от деления до деления проходит больше 24 суток.

Время, которое клетка тратит непосредственно на деление, составляет обычно 1—3 ч (эмбриональные митозы много короче). Таким образом, основную часть жизни клетки находятся в интерфазе. Название этой стадии возникло еще в прошлом веке, когда о деятельности клеток


ИНТЕРФАЗА
10 – 20 часов
МИТОТИЧЕСКИЙ ЦИКЛ
МИТОЗ
1 – 2 часа
Профаза
Прометафаза
Метафаза
Анафаза
Телофаза

могли судить только по изменениям их морфологии, так как единственным инструментом исследования был световой микроскоп. Поскольку заметные морфологические изменения клеток происходили во время деления, то к ним и было приковано внимание биологов, а период между делениями получил название *промежуточного* (лат. inter — между) или *фазы покоя*.

Благодаря появлению современных методов изучения клетки — электронной микроскопии, авторадиографии, возможности измерять содержание различных внутриклеточных веществ — удалось установить, что в интерфазе происходят важнейшие события клеточной жизни, в частности, удвоение хромосом.

Обычно интерфазу подразделяют на три периода: пресинтетический, синтетический и постсинтетический. *Пресинтетический* (G_1) *период* (англ. gap — интервал) следует непосредственно за делением. Как правило, это самый длительный период интерфазы (рис. 61). В клетках эукариот он продолжается от 10 ч до нескольких суток. Во время него происходит подготовка клетки к удвоению хромосом: синтезируется РНК, образуются различные белки, в частности необходимые для образования предшественников ДНК. При этом увеличивается количество рибосом и поверхность шероховатой эндоплазматической сети, растет число митохондрий. Все это приводит к тому, что клетка интенсивно растет.

В *синтетическом* (S) *периоде* продолжается синтез РНК и белков и одновременно происходит удвоение хромосом, в основе которого лежит процесс репликации ДНК (см. § 14).

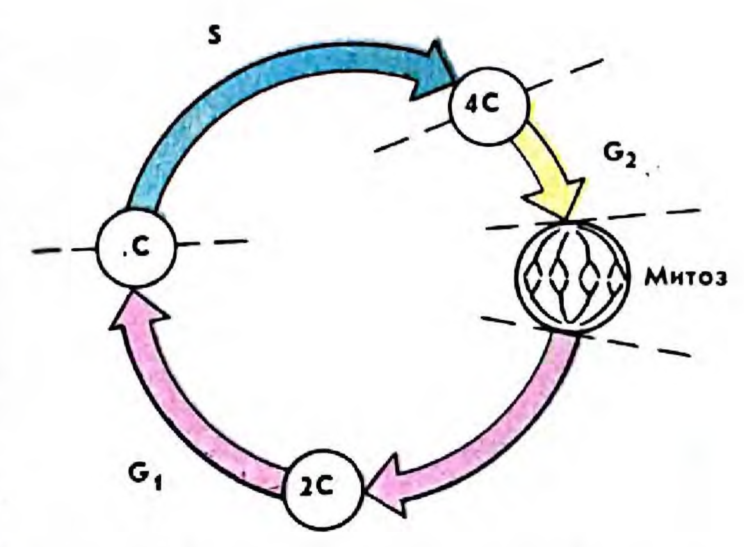


Рис. 62. Схема митотического цикла

Вновь синтезированная ДНК сразу же соединяется с хромосомными белками. Синтез ДНК продолжается несколько часов, обычно 6—10. По его окончании каждая хромосома оказывается *удвоенной — состоящей из двух сестринских хроматид*. В генетическом отношении хроматиды полностью идентичны друг другу, так как их ДНК состоит из одной материнской и второй вновь синтезированной цепи. Сестринские хроматиды тесно сближены и соединены в том районе хромосомы, который обеспечивает ее движение при делении клетки. Он называется *центромерным районом* хромосомы (рис. 62, 63).

После полного удвоения хромосом наступает *постсинтетический период* (G_2). В это время клетка готовится к делению: синтезируются белки микротрубочек, которые во время митоза будут формировать веретено деления, запасается энергия. Продолжительность G_2-периода меньше, чем у S- и G_1-периодов, и обычно составляет 3—6 ч.

Если содержание ДНК в гаплоидном наборе хромосом обозначить через С, то сразу после деления

◀ Рис. 61. Схема клеточного цикла на примере гипотетического организма с двумя парами хромосом

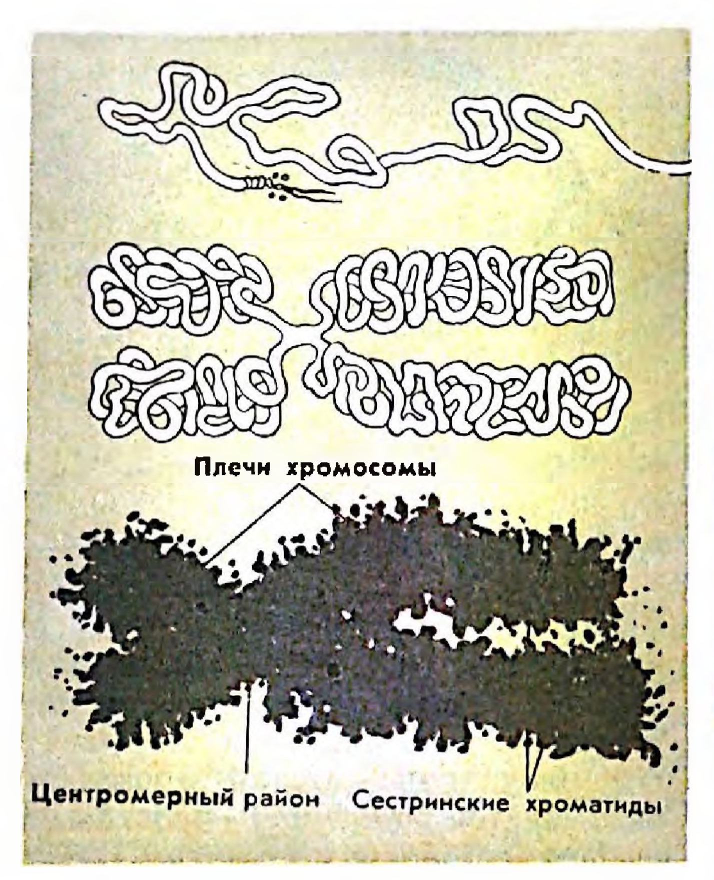


Рис. 63. Схема строения интерфазной (*вверху*) и метафазной хромосом.

Внизу электронно-микроскопическая фотография изолированной метафазной хромосомы

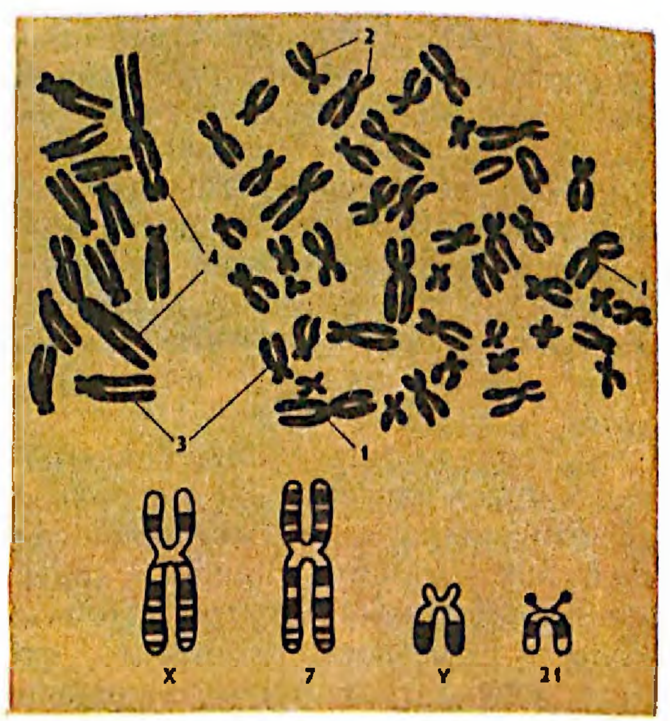


Рис. 64. Метафазные хромосомы:

1 — равноплечие (*метацентрические*); *2* — неравноплечие (*субметацентрические*); *3* — палочковидные (*акроцентрические*); *4* — хромосомы с вторичной перетяжкой.

Дифференциально окрашенные хромосомы человека можно различить по рисунку полосатости (*внизу*)

в диплоидной клетке имеется 2С-содержание ДНК, а по окончании синтетического периода в диплоидном ($2n$) наборе хромосом содержится 4С-количество ДНК. Необходимо подчеркнуть, что удвоение ДНК митохондрий и хлоропластов может не совпадать по времени с S-периодом: оно происходит независимо от синтеза ядерной ДНК.

Митоз. В интерфазном ядре хромосомы находятся в виде клубка тонких хроматиновых нитей, различимых только под электронным микроскопом. Их длина в десятки и даже сотни раз превышает диаметр ядра. Митоз начинается с укорочения хромосом. Оно происходит постепенно, в несколько этапов. Это стадия *профазы*. В начале профазы в световой микроскоп можно увидеть тонкие хроматиновые нити, спутанные в клубок, в котором не удается различить отдельные хромосомы. К концу профазы нити значительно укорачиваются и одновременно утолщаются, при этом некоторые хромосомы, особенно короткие, можно различить среди общей массы. Ядрышко, хорошо видимое в начале профазы, к концу ее исчезает. В цитоплазме во время профазы образуются нити веретена и формируются два полюса деления.

Конец профазы знаменуется исчезновением ядерной оболочки. Наступает *прометафаза*. Хромосомы оказываются в цитоплазме. К центромерным районам прикрепляются микротрубочки веретена деления, и хро-

мосомы начинают двигаться. Так как к центромерному району каждой хромосомы прикрепляются нити веретена обоих полюсов, то хромосома движется до тех пор, пока не займет центральное положение в клетке. При этом ее центромерный район оказывается на равном расстоянии от обоих полюсов.

Когда все хромосомы выстраиваются таким образом, наступает стадия *метафазы*. В метафазе хорошо видно, что каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, слегка обособленных друг от друга по длине хромосомы, но соединенных в центромерном районе. На этой стадии можно хорошо различать хромосомы по размерам и расположению центромерного района (рис. 64). Легко можно сосчитать число хромосом в клетке.

Разные виды организмов отличаются по числу хромосом ($2n$):

Вид	**Число хромосом**
Собака	78
Шимпанзе	48
Человек	46
Свинья	40
Кошка	38
Плодовая мушка	8
Лошадиная аскарида	2

Вид	**Число хромосом**
Картофель	48
Мягкая пшеница	42
Томат	24
Кукуруза	20
Рожь	14
Конские бобы	12
Скерда	6

Ученые разработали специальные методы окраски, с помощью которых метафазные хромосомы можно выкрасить дифференциально, т. е. неравномерно по длине. Чередование окрашенных и неокрашенных участков специфично для каждой хромосомы, поэтому даже одинаковые по размерам и расположению перетяжки хромосомы можно легко узнать (см. рис. 64).

Дифференциальная окраска хромосом. В современной цитогенетике широко используют методы дифференциальной окраски. Существует несколько таких методов: один из них, так называемый G-метод, позволяет получить окраску, при которой по длине хромосомы выявляется ряд окрашенных и неокрашенных полос (см. рис. 64).

Для окраски используют специальные красители, которые способны соединяться непосредственно с участками ДНК, свободными от белка. Так как в разных местах хромосомы находятся различные нуклеотидные последовательности, то и взаимодействие их с белком хроматина различно, т. е. разные участки ДНК отличаются по доступности для молекул красителя.

Чередование окрашенных и неокрашенных полос и их размеры индивидуальны и строго постоянны для каждой хромосомы, поэтому дифференциально окрашенные хромосомы можно легко идентифицировать на цитологическом препарате.

Стадия метафазы очень короткая. Сразу же после выстраивания хромосом в центре клетки центромерные районы сестринских хроматид разъединяются, и они становятся независимыми одна от другой. Начинается *анафаза* — стадия, во время которой сестринские хроматиды, ставшие самостоятельными хромосомами, расходятся к полюсам. Движение хромосом, как и в прометафазе, обеспечивается взаимодействием центромерных районов хромосом с микротрубочками веретена.

За анафазой наступает *телофаза*. Вокруг собранных у полюсов хромосом формируется ядерная оболочка. Хромосомы претерпевают изменения, обратные тем, которые происходили с ними в профазе: из компактных они постепенно превращаются в тонкие и длинные, неразличимые в световой микроскоп. Образуются *ядрышки*. Телофаза заканчивается разделением цитоплазмы — *цитокинезом*, и на месте материнской клетки возникают две дочерние.

Разделение цитоплазмы у растений и животных происходит по-разному. В растительных клетках на месте расположения метафазных хромосом начинает строиться клеточная стенка, разделяющая материнскую клетку на две дочерние. Животные клетки благодаря эластичности клеточной мембраны делятся перешнуровкой материнской клетки (рис. 65). Если органеллы цитоплазмы были более или менее равномерно распределены по всему объему материнской клетки, то после цитокинеза они окажутся в дочерних клетках примерно в равном количестве.

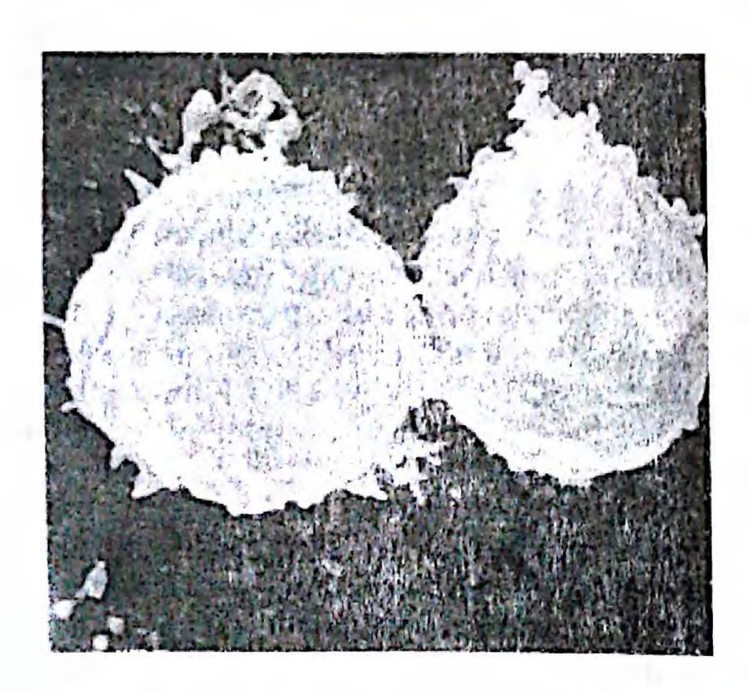


Рис. 65. Цитокинез клеток (фотография)

Итак, мы видим, что все события митоза связаны в первую очередь с преобразованиями хромосом. Это и понятно. При размножении клеток главным является точное воспроизводство генетического материала. Возникший в ходе эволюции механизм митотического деления обеспечивает правильное разделение предварительно удвоенных хромосом между дочерними клетками.

Амитоз. Митоз — наиболее распространенный, но не единственный тип деления клеток. Практически у всех эукариотических организмов обнаружено так называемое *прямое деление ядер*, или *амитоз*. При амитозе не происходит конденсация хромосом и не образуется веретено деления, а ядро делится перетяжкой или фрагментацией, оставаясь в интерфазном состоянии. Цитокинез не всегда следует за делением ядра, поэтому в результате амитоза обычно возникают многоядерные клетки. Амитотические деления характерны для клеток, заканчивающих развитие: отмирающих эпителиальных клеток, фолликулярных клеток яичников и т. д. Встречается амитоз при патологических процессах: воспалении, злокачественном росте и др.

После амитоза клетки не способны приступить к митотическому делению.

Нарушения митоза. Правильное течение митоза может быть нарушено различными внешними воздействиями: высокими дозами радиации, некоторыми химическими веществами. Например, под действием рентгеновых лучей ДНК хромосом может разорваться. Хромосомы в таком случае тоже разрываются. При этом могут возникнуть хромосомы без центромерного района. Такие хромосомы лишены способности двигаться в прометафазе и анафазе. В зависимости от того, в каком месте ядра

бесцентромерная хромосома находилась накануне деления, будет складываться ее дальнейшая судьба. Если хромосома была смещена к одному из полюсов клетки, то при формировании дочерних клеток она может целиком включиться в одну из них, т. е. обе сестринские хроматиды окажутся в одном ядре. Если хромосома, лишенная центромерного района, окажется вблизи центральной части клетки, то велика вероятность того, что она не попадет ни в одно из формирующихся ядер, так как в анафазе не сможет последовать к полюсу.

В обоих случаях вновь возникшие клетки будут иметь хромосомный набор, отличающийся от набора хромосом в исходной клетке.

Некоторые химические соединения, не свойственные живым организмам (спирты, эфиры), нарушают согласованность митотических процессов. Одни хромосомы начинают двигаться быстрее, другие отстают. Отставшие хромосомы могут не включиться в формирующиеся дочерние ядра.

Иногда в делящейся клетке образуется не два, а три или четыре полюса, что ведет к возникновению соответственно трех или четырех дочерних клеток. При таком делении нарушается весь слаженный механизм распределения хромосом. Метафазная хромосома, состоящая из двух сестринских хроматид, может взаимодействовать одновременно только с двумя полюсами. Если полюсов больше, то каждая хромосома вынуждена «выбирать», с какими двумя полюсами из трех или четырех ей взаимодействовать. Этот выбор совершается случайно. В результате каждая дочерняя клетка получает не весь набор хромосом, а только его часть. Клетки, получившие неполный набор хромосом, как правило, оказываются нежизнеспособными и погибают.

Изучение нарушений митоза, вызванных различными факторами, с одной стороны, помогает лучше понять митотические процессы, с другой — позволяет устанавливать механизмы повреждающего действия этих факторов и, следовательно, создает условия для целенаправленного поиска методов устранения таких нарушений. Некоторые нарушения митоза ученые научились использовать в практических целях.

Есть такие химические вещества, которые препятствуют образованию нитей веретена, но не влияют на способность хромосом к разделению центромерных районов и не мешают их переходу в интерфазное состояние. Их называют *цитостатиками* — останавливающими клеточное деление. К их числу относятся такие вещества, как колхицин и колцемид. Воздействуя ими на делящиеся клетки, можно остановить митоз на стадии прометафазы. Через некоторое время в конденсированных хромосомах произойдет разделение центромерных районов и сестринские хроматиды станут самостоятельными. Однако без веретена деления они не смогут разойтись к полюсам клетки и останутся лежать рядом. Образовавшаяся ядерная оболочка объединит все хромосомы в одно ядро. Таким образом возникнет клетка, которая будет содержать удвоенный по сравнению с исходным набор хромосом. Клетки, у которых количество хромосом увеличено в два и более раз по сравнению с исходным набором хромосом, называются *полиплоидными* (о полиплоидии еще пойдет речь в курсе генетики и эволюции). Растения, выращенные из полиплоидных клеток, обладают более крупными

размерами. Такие полиплоиды могут быть использованы для получения сортов сельскохозяйственных растений, обладающих высокой продуктивностью.

Биологическое значение митоза. Митоз лежит в основе роста и вегетативного размножения всех организмов, имеющих ядро,— *эукариот*. Благодаря митозу поддерживается постоянство числа хромосом в клеточных поколениях, т. е. дочерние клетки получают такую же генетическую информацию, которая содержалась в ядре материнской клетки.

?

1. В чем разница между понятиями «клеточный цикл» и «митоз»?

2. Ученые провели исследования митоза: оказалось, что у животных, ведущих ночной образ жизни, в большинстве органов максимум митозов приходится на утро и минимум — на ночное время. У дневных животных максимум наблюдается в вечернее время, а минимум — днем. Проанализируйте этот факт.

3. Встречается такое явление, при котором после репродукции хромосом деление клетки не происходит,— *эндомитоз* (греч. endo — внутри). Это приводит к увеличению числа хромосом иногда в десятки раз. Эндомитоз встречается, например, в клетках печени. Какое биологическое значение может иметь этот процесс?

4. Как вы думаете, почему ученые называют метафазную пластинку своеобразным паспортом организма?

5. Почему амитоз не может считаться полноценным способом размножения клеток, хотя этот процесс встречается в соединительной ткани, в клетках кожного эпителия? В каких клетках, по вашему мнению, этот способ деления никогда не встречается?

§ 20. Индивидуальное развитие организмов

Развитие зародыша животных — Взаимное влияние частей развивающегося зародыша — Влияние внешней среды на развитие — Онтогенез растений — Старение и смерть организма

Процесс индивидуального развития особи от начала ее выделения в самостоятельный организм до конца жизни называется *онтогенезом* (греч. on — род. падеж от ontos — сущее и genes — рождающий, рожденный). Онтогенез одноклеточных организмов заключается в том, что в возникших при делении материнской клетки двух дочерних особях происходит не просто пополнение половинного набора органелл до исходного состояния, а и разрушение органоидов материнского происхождения и замена их на вновь образованные. В ходе онтогенеза одноклеточные организмы растут, у них наблюдаются изменения в синтезе белков, меняется чувствительность к различным факторам внешней среды.

Онтогенез многоклеточных организмов более сложен. В нем можно выделить *зародышевый, или эмбриональный* (греч. embryon — зародыш), *период развития, период постэмбрионального развития* и *стадию взрослого организма*. Заканчивается онтогенез старением и смертью организма. Иногда в составе онтогенеза рассматривают стадию предзародышевого развития, включающую образование половых клеток и их слияние.

Различные периоды онтогенеза по-разному выражены у разных многоклеточных. Например, у грибов, водорослей и лишайников зародыш отсутствует. Относительная продолжительность различных периодов онтогенеза у разных видов также может

отличаться. Так, у млекопитающих наиболее продолжительным является период, когда организм находится во взрослом состоянии. У многих насекомых, наоборот, стадия взрослого организма самая короткая. Иногда насекомое во взрослом состоянии живет всего несколько часов (например, поденки).

При половом размножении развитие начинается с *зиготы* (греч. zygota — соединенная в пару). Зигота обычно возникает в результате слияния мужской и женской половых клеток.

Развитие зародыша животных. Этапы зародышевого развития рассмотрим на примере животного организма. *Первый этап эмбрионального развития* называется *дроблением*. В ходе дробления из зиготы образуются вначале 2 клетки, затем 4, 8 и т. д. (рис. 66). Клетки, возникающие при делениях дробления, называются *бластомерами* (греч. blastos — росток, meros — часть).

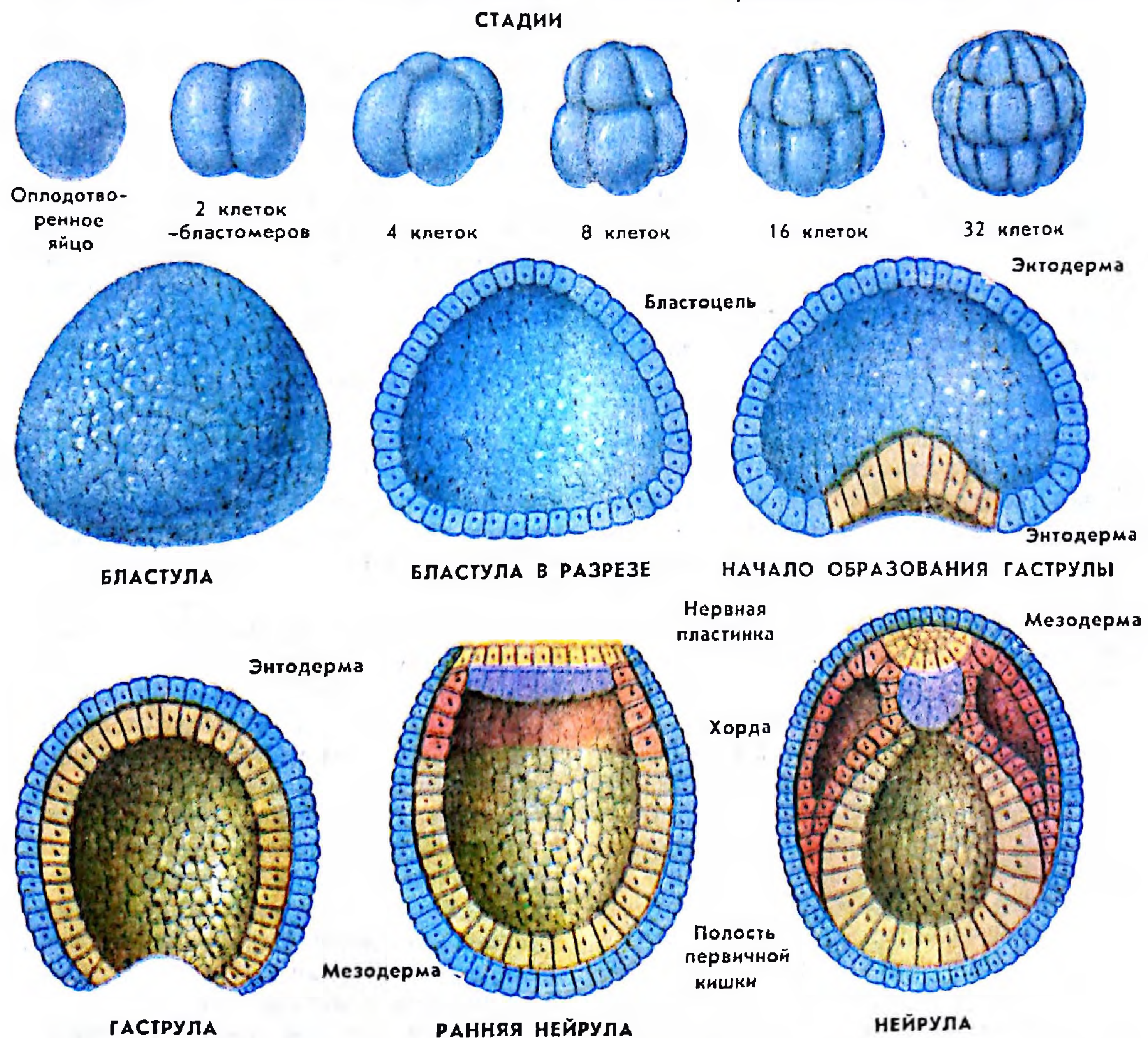


Рис. 66. Начало развития оплодотворенного яйца ланцетника

Митотические деления следуют быстро одно за другим. У лягушки первые тринадцать делений проходят с интервалом 30 мин. Укорочение клеточного цикла достигается за счет того, что одни стадии значительно ускоряются, другие совсем выпадают. Например, бластомеры быстрее проходят митоз, в них чрезвычайно быстро реплицируется ДНК, а стадия подготовки к синтезу ДНК и роста клеток (G_1) отсутствует. Укорочена обычно и G_2-стадия. Для удвоения хромосом и деления бластомеров используются энергия и вещества, накопленные ранее в цитоплазме яйцеклетки.

Дробление у многих животных завершается образованием *бластулы*. У разных организмов возникающие при дроблении бластомеры располагаются относительно друг друга по-разному (это зависит главным образом от характера распределения питательных веществ в цитоплазме яйцеклетки). У лягушки или морского ежа, например, бластула представляет собой полый пузырек, оболочка которого образована слоем бластомеров. Полость бластулы называется *бластоцелем*. Иногда бластоцель практически отсутствует, и бластомеры очень тесно прилежат друг к другу, образуя плотный шар клеток. В этом случае говорят о *моруле* (лат. morula, уменьшительное от morum — тутовая ягода). По размерам бластула не отличается от зиготы, поскольку в клеточном цикле бластомеров отсутствует стадия роста и после каждого деления клетки становятся все мельче и мельче.

Когда число клеток бластулы достигает нескольких сотен или тысяч (у разных видов по-разному), начинается следующий этап эмбриогенеза — *гаструляция* (греч. gaster — желудок). Во время гаструляции продолжающие быстро размножаться клетки становятся очень подвижными и начинают активно перемещаться относительно друг друга. В результате в зародыше возникают отчетливо выраженные пласты клеток — *зародышевые листки*.

Гаструляция происходит путем либо впячивания стенки бластулы или иммиграции клеток в полость бластоцеля, либо перемещения клеток бластулы. В результате гаструляции зародыш становится двухслойным, состоящим из наружного зародышевого листка — *эктодермы* (греч. ectos — снаружи, derma — кожа) и внутреннего — *энтодермы* (греч. entos — внутри). У всех животных, кроме губок и кишечнополостных, формируется и третий слой — *мезодерма* (греч. mesos — средний). Он образуется из клеток, лежащих на границе между экто- и энтодермой. В ходе гаструляции, как и во время дробления, не происходит роста клеток и, таким образом, зародыш на стадии гаструлы остается по размерам похожим на зиготу.

Следующим этапом эмбрионального развития является *гисто-* и *органогенез*. У позвоночных он начинается с образования зачатка нервной системы. Это — стадия *нейрулы* (новолат. neurula, уменьшит. от греч. neuron — нерв). У нейрулы на будущей спинной стороне зародыша происходит обособление части клеток эктодермы в виде длинной пластинки. Края пластинки сближаются, образуется вначале желобок, затем трубка, которая оказывается погруженной под клетки эктодермы. В последующем из передней части трубки формируется головной мозг и органы чувств, а из задней — спинной мозг и периферическая нервная система.

Органы и ткани организма образуются из определенных частей заро-

дыша. Из эктодермы, кроме нервной системы, формируются покровы тела: наружный эпителий, кожные железы, роговые чешуи и т. д. Органы пищеварения и дыхания развиваются в основном из клеток энтодермы. Мезодерма дает начало мышечной, хрящевой и костной ткани, кровеносной и выделительной системам.

Экто-, энто- и мезодермальное происхождение того или иного органа не означает, что клетки зародышевых листков обладают какими-то особыми «органными» свойствами. И хотя классификация органов по их происхождению в эмбриогенезе из определенного зародышевого листка довольно распространена, нужно помнить, что, во-первых, развитие органа происходит всегда только при взаимодействии клеток разных участков зародыша, во-вторых, почти каждый орган развивается из клеток двух, а иногда и всех трех зародышевых листков. Например, кожа млекопитающих развивается из экто- и мезодермы.

Взаимное влияние частей развивающегося зародыша. Каким образом из единственной клетки возникает сложный организм с разнообразными органами и тканями, клетки которых специализированы на выполнении разных функций, т. е. являются дифференцированными? На этот и другие вопросы ищет ответы *эмбриология — наука о развитии организмов.*

Ученые установили, что первые этапы дифференцировки определяются цитоплазмой зиготы. Дело в том, что вещества, накопленные при образовании яйцеклетки, располагаются в ее цитоплазме неравномерно. При дроблении дочерние клетки получают более или менее различные участки цитоплазмы материнской клетки. Таким образом, бластомеры, имея одинаковые наборы хромосом, оказываются неравноценными по составу цитоплазмы. Эти первичные различия в составе цитоплазмы определяют начальные этапы клеточной дифференцировки. Если пометить различные участки бластулы с помощью красителей, а затем проследить судьбу меченых клеток, то можно узнать, из каких частей разовьется эпидермис кожи, а из каких — нервная система, хорда и т. д.

Иногда удается определить, какие именно клеточные структуры ответственны за возникновение зачатков тех или иных органов. Например, у мух в определенной области яйцеклетки накапливаются гранулы, содержащие специфическую РНК. Эти гранулы определяют развитие половой системы. Если до начала дробления разрушить гранулы ультрафиолетовым облучением, то зародыш со временем разовьется во взрослое насекомое, лишенное половых клеток. Однако еще в большей степени развитие зародыша определяется взаимным влиянием составляющих его клеток. Уже при возникновении двух первых бластомеров каждый из них становится неразрывной частью новой биологической системы и его поведение определяется этой системой. У лягушки, например, бластомеры после первого деления дробления равноценны друг другу, и если их разделить, то из каждого бластомера разовьется нормальный головастик, который затем превратится в лягушку. Но если один из первых двух бластомеров убить, но не изолировать от другого, то из оставшегося живым бластомера начнет развиваться только половина тела зародыша.

Убедительные факты о взаимовлиянии частей зародыша получены при всевозможных пересадках клеток развивающихся эмбрионов. Так, пе-

ресадка нескольких бластомеров на стадии бластулы из области будущей эктодермы в различные места зародыша приводит к тому, что из пересаженного материала развиваются любые структуры: почечные канальцы, стенка кишечника и т. п., в зависимости от места пересадки. Таким же образом ведут себя клетки будущих энтодермы и мезодермы.

По мере развития организма усиливаются связи между клетками, возрастает их влияние друг на друга. Без взаимного влияния разных частей нормального развития зародыша не происходит. Так, если из бластулы выделить будущие энтодермальные и будущие эктодермальные клетки и культивировать их отдельно в искусственной среде, то и в том и в другом случае возникнут лишь отдаленно похожие на эпителий пласты клеток. Если же клетки будущей эктодермы и будущей энтодермы смешать и культивировать совместно, то благодаря взаимному влиянию групп клеток будут формироваться структуры, похожие на нервную трубку, хорду, мышцы и т. д.

На стадии поздней гаструлы и нейрулы отдельные участки зародыша представляют собой сложные комплексы клеток со сложившимися взаимоотношениями. Взаимовлияние клеток настолько велико, что пересадка участка, состоящего из большого количества клеток, в любое другое место не изменит направления его развития: из кожной эктодермы разовьются производные эктодермы, из зачатка нервной трубки — нервная система и т. п.

История эмбриологии сохранила сведения о многочисленных экспериментах по пересадке частей развивающихся зародышей. Среди них работы немецкого ученого Г. Шпемана и его последователей, которые установили, что если у зародыша на стадии гаструлы взять участок эктодермы, который должен развиться в нервную трубку, и пересадить его в зародыш на той же примерно стадии развития в эктодерму брюшной стороны другого зародыша, находящегося примерно на той же стадии развития, то в месте трансплантации начинает развиваться сначала нервная трубка, затем другие компоненты осевых органов. В результате в зародыше-хозяине возникает вторичный зародыш, который от первичного лишь незначительно отличается величиной. Г. Шпеман назвал это явление *эмбриональной индукцией,* во время которой трансплантат выступает в роли организатора, направляющего развитие окружающих клеток.

В дальнейшем было обнаружено, что роль организатора могут играть не только определенные участки развивающихся зародышей, но и вещества самого различного происхождения.

Ученые пришли к выводу, что эффект индукции на ранних этапах развития зародыша заключается в том, что клетки в месте трансплантации, поврежденные операцией, выходят из-под контроля сложившихся клеточных взаимоотношений и начинают развиваться в направлении целого организма.

Влияние внешней среды на развитие зародыша. Развивающиеся зародыши в той или иной степени зависят от внешней среды. Например, зародыши моллюсков получают из внешней среды воду, кислород, неорганические вещества; эмбрионы рыб и амфибий нуждаются только в кислороде и воде, а яйца птиц максимально обособлены от среды: в зародыш поступает извне лишь небольшое количество кислорода. Что же каса-

ется млекопитающих, то их эмбриональное развитие находится в полной зависимости от материнского организма. Зародыш получает от матери и кислород, и воду, и органические и неорганические вещества.

В ходе эволюции выработались строго определенные взаимоотношения развивающихся зародышей с внешней средой. Если изменятся условия внешней среды, нормальное развитие зародыша может нарушиться. При этом незначительное изменение свойств зародыша на начальных этапах развития лавинообразно повлечет за собой многочисленные нарушения структуры и функций организма в более позднем возрасте. Одной из причин нарушения являются чужеродные для эмбриона химические вещества. К ним относятся пестициды и гербициды, которые, попадая в водоемы, а затем в яйца различных животных, вызывают нарушения развития.

Вредное влияние оказывают алкоголь и никотин, которые попадают в зародыш из крови матери, если она курит и употребляет алкоголь. Они приводят к снижению жизнеспособности эмбриона и рождению ребенка с различными заболеваниями и уродствами.

Постэмбриональное развитие. Большие различия онтогенеза наблюдаются в постэмбриональном периоде развития. У одних видов только что родившийся организм отличается от взрослого в основном меньшими размерами и недоразвитием некоторых органов, например половой системы. В этом случае говорят о *прямом постэмбриональном развитии*. Прямое развитие мы наблюдаем у большинства видов рыб, птиц и млекопитающих.

Широко распространено среди животных самых разных типов *непрямое развитие*, или *развитие с метаморфозом*. У таких организмов зародышевый период заканчивается рождением личинки, которая иногда даже отдельно не напоминает взрослый организм. В таком случае говорят о *полном превращении*. Оно наблюдается у насекомых, таких, как бабочки, мухи, комары. У насекомых с *неполным превращением* происходит постепенное изменение личинки, сопровождающееся увеличением в размере (рис. 67).

Часто у личинок развиваются специальные личиночные — *провизорные* (лат. provideo — предвижу, заранее забочусь) органы, которые исчезают в процессе развития.

Все органы личинки максимально приспособлены к выполнению основной функции — питания. Благодаря активному питанию личинка интенсивно растет. Ее превращение во

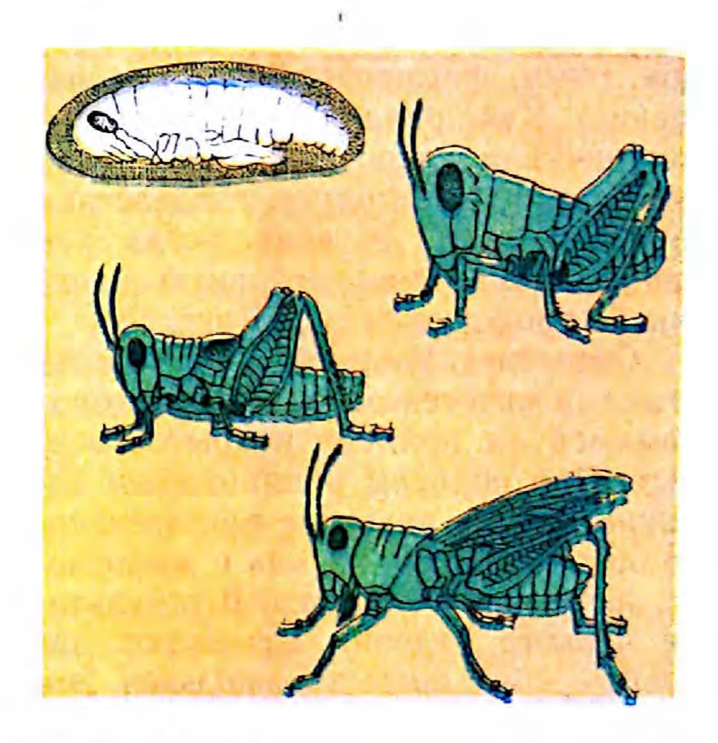


Рис. 67. Неполный метаморфоз у кузнечика. Превращение сопровождается увеличением в размере; значительных изменений тканей не наблюдается, характерные ткани (например, зрелые половые органы или крылья) появляются постепенно

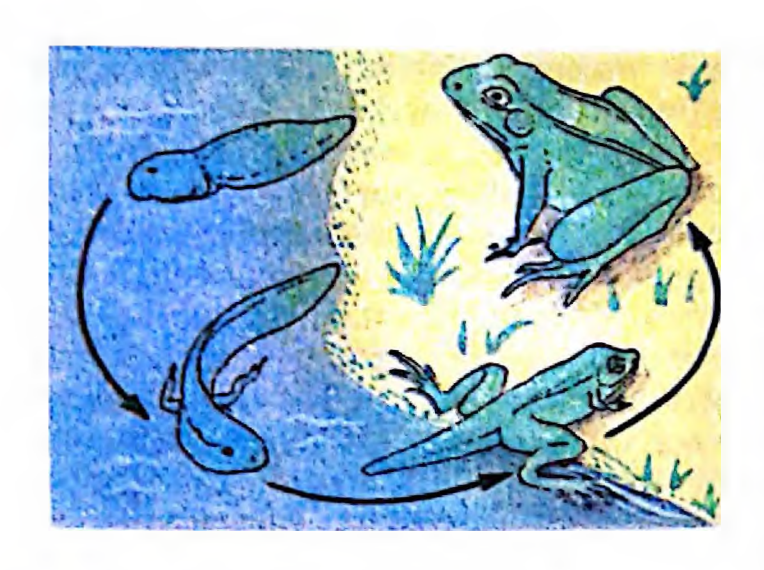


Рис. 68. Схема метаморфоза у лягушки.

Процесс превращения головастика во взрослую лягушку сопровождается обширными изменениями в тканях; по мере образования новых тканей старые разрушаются (исчезают жабры, вместо них появляются легкие и соответственно изменяется система кровообращения, по мере изменения способа передвижения рассасывается хвост и возникают конечности и т. д.)

взрослую особь связано с метаморфозом (греч. metamorphosis — превращение). Как правило, условия обитания личинки и взрослой особи сильно различаются. Например, головастики лягушки живут в воде, тогда как взрослая лягушка основную часть жизни проводит на суше (рис. 68).

Онтогенез растений. С первыми этапами онтогенеза растений познакомимся на примере покрытосеменных. При половом размножении индивидуальное развитие растительного организма, так же как и животного, начинается с зиготы. В результате первого деления возникают две клетки — *базальная* и *апикальная*. Эти клетки отличаются по морфологическим и физиологическим особенностям. В базальной клетке митозы происходят редко и их немного, в то время как апикальная клетка начинает очень быстро делиться. Из базальной клетки развивается подвесок; с его помощью зародыш удерживается на стенке зародышевого мешка и потребляет питательные вещества из окружающих тканей. Из апикальной клетки развивается собственно зародыш. У разных видов он достигает различной величины, когда в нем начинается дифференцировка клеток и можно различить закладки будущих тканей и вегетативных органов растений.

Величина, форма зародыша, его расположение в семени различны у разных видов растений. Отличается и состав запасных питательных веществ: обычно это жиры и полисахариды, реже белки.

Для прорастания семян различных видов нужны разные сроки периода покоя, различные условия освещения, температуры, влажности. Так, семена пшеницы могут прорастать при температуре 0—1°С, а для прорастания семян кукурузы необходима температура не ниже 12°С. Время, в течение которого зрелые сухие семена сохраняют способность к прорастанию, может быть очень продолжительным. Например, удалось прорастить семена лотоса, пролежавшего в торфянике Манчьжурии около 1000 лет.

При прорастании семян происходит активизация внутриклеточных ферментов, усиливается дыхание, начинается гидролиз запасных веществ, синтез полирибосом и белков. Из зародыша возникает *проросток*. Дальнейшее развитие растений включает деление клеток, увеличение их размеров и их специализацию, в результате образуются различные ткани и органы растения — начинается *органогенез*.

Старение и смерть организмов. Продолжительность жизни является видовым признаком. У одних видов раньше, у других позже начинаются

закономерные возрастные изменения, снижающие адаптационные возможности организма и увеличивающие вероятность смерти.

Процесс старения затрагивает все уровни организации живого. На молекулярном уровне происходит накопление изменений в молекулах ДНК, меняется синтез РНК и белков, нарушается энергетический обмен и т. д. На клеточном уровне уменьшается митотическая активность клеток, нарушается транспорт веществ через мембрану и, следовательно, изменяется функционирование клеточных органоидов. На уровне целого организма, как следствие изменений, происходящих на молекулярном и клеточном уровнях, ослабляется функция нервной, эндокринной, сердечно-сосудистой и других систем организма.

Существует несколько гипотез о механизмах старения. Согласно одним, старение — запрограммированный процесс, в результате которого активность генома снижается с возрастом. Другие предполагают, что старение происходит вследствие накопления повреждений генетического аппарата клетки в ходе онтогенеза.

У растений старение проявляется в исчерпывании способности клеток к делению и, следовательно, возможности образования новых побегов. У многолетних цветковых растений корневая и побеговая системы постоянно омолаживаются, и старение этих растений проявляется в том, что в некоторых частях растений начинают происходить разрушительные процессы, например образуются дупла в стволах деревьев.

Старение организмов неизбежно приводит к прекращению жизнедеятельности организма — его смерти. У многоклеточных организмов смерть приводит к возникновению мертвого тела. У одноклеточных, таких, например, как простейшие, индивидуальная жизнь особи, как правило, прекращается в результате ее деления и образования двух новых.

? 1. Какие процессы происходят на стадии дробления и какое биологическое значение они имеют?

2. Как вы прокомментируете такое высказывание: в построении любого органа или части организма принимают участие производные нескольких зародышевых листков?

3. В чем вы видите динамичность зародышевых листков и чем можно объяснить быстрые изменения в строении их производных?

4. Какие факты подтверждают, что развивающийся зародыш представляет собой целостную систему?

§ 21. Взаимоотношения клеток в многоклеточном организме

Специализация клеток — Механизмы взаимодействия клеток — Контроль клеточного деления — Клеточные культуры

Специализация клеток. Клетки многоклеточного организма объединены в различные органы и ткани и специализированы на выполнении разных функций. В зависимости от выполняемых функций клетки организованы по-разному. Они могут отличаться размерами и формой, набором и относительным количеством органоидов, наличием специфических гранул и т. п. (рис. 69). Так, в секретирующих клетках хорошо представлены эндоплазматическая сеть с рибосомами, аппарат Гольджи и различные гранулы, в мышечных клетках —



Рис. 69. Особенности строения клетки ооцита на ранних этапах развития (на примере паука)

митохондрии и миофибриллы — специальные белковые волокна, обеспечивающие движение, и т. д.

Еще более значительные различия клеток из разных тканей выявляются при анализе внутриклеточных белков и информационных РНК. Хотя ДНК в ядрах всех клеток организма одинакова, однако в каждом конкретном типе клеток и-РНК считывается с различных участков ДНК. Следовательно, и белки, синтезированные на

рибосомах с этих РНК, будут разными. Другими словами, в ядерной ДНК имеется информация о работе всех частей организма, но в каждой отдельной клетке используется только часть этой информации, как правило, очень небольшая. Так, для тканей цыпленка показано, что в клетках печени и яйцевода считывается информация всего с 2,05% и 1,8% ДНК соответственно. При этом синтезируемая РНК на три четверти одинакова в обоих типах клеток. Расчеты показывают, что примерно 12 тыс. генов считывается и в печени, и в яйцеводе, 5 тыс. генов — только в печени и 3 тыс. генов — только в яйцеводе.

Гены, транскрипция которых происходит в клетках всех типов, очевидно, обеспечивают выполнение общеклеточных функций. Их иногда называют генами «домашнего хозяйства», в противоположность тем генам, которые определяют выполнение специализированных функций клеток.

Приспособленные к выполнению определенных функций клетки не могут выполнять все остальные функции и для нормальной жизнедеятельности должны пользоваться результатами работы других клеток. Так, клетки кишечника обеспечивают клетки всего организма строительными материалами, но сами нуждаются в кислороде, который им поставляют эритроциты, и т. д. Таким образом, все клетки организма оказываются взаимозависимыми. Координация работы клеток достигается сложной системой их взаимоотношений.

Механизмы взаимодействия клеток. Клетки постоянно поддерживают связь друг с другом. Соседние клетки во многих тканях связаны специальными каналами так, что вещества с небольшой молекулярной массой могут непосредственно переходить из клетки в клетку. С помощью таких контактов достигается согласованная работа многих клеток. Кроме этого, клетки могут обмениваться сигналами на расстоянии, синтезируя специальные химические вещества. Молекулы этих веществ могут очень быстро разрушаться или поглощаться соседними клетками, и тогда сигнал будет воспринят только близко расположенными клетками. Но есть такие вещества, которые по кровеносному руслу способны достигать самых отдаленных клеток, влияя на их функции. К ним относятся гормоны — продукты желез внутренней секреции. У человека и других млекопитающих их известно несколько десятков. Под контролем гормонов протекают все этапы жизнедеятельности организма от его зарождения до старости.

На тот или иной гормон реагируют клетки, в плазматической мембране которых или внутри клетки имеется соответствующий рецептор, способный связываться с молекулой гормона. Взаимодействие гормона с рецептором является сигналом для начала синтеза новых или изменения скорости синтеза уже существующих белковых молекул. Синтез самих гормонов регулируется сигналами о состоянии организма, поступающими от всех его рецепторов в промежуточный мозг и далее в гипофиз — центральную железу внутренней секреции.

Гормоны известны не только у позвоночных, но и у высокоразвитых беспозвоночных животных: моллюсков, ракообразных, насекомых. Насекомые, в частности виды рода Drosophila, оказались удобной моделью для изучения механизмов действия гормонов на такие важные этапы онтогенеза, как рост, линька, метаморфоз и половое размножение.

Клетки растений также способны вырабатывать гормоны (фитогормоны), которые регулируют и координируют индивидуальное развитие: ауксины, гиббереллины, цитокинины. Фитогормоны вырабатываются в интенсивно растущих тканях: кончиках корней, верхушках стеблей, в молодых листьях, а затем током жидкости переносятся к другим частям растения, стимулируя их рост и развитие.

Гормоны растений в небольших концентрациях применяют в сельском хозяйстве для стимуляции прорастания семян и посадочного материала, для повышения урожайности сельскохозяйственных культур.

Говоря о клеточных взаимодействиях, необходимо особо упомянуть клетки нервной системы, координирующей деятельность всех частей организма и обеспечивающей контакт с внешней средой. Нервные клетки передают друг другу сигналы как с помощью прямого электрического взаимодействия через специальные клеточные контакты, так и через химические вещества — *медиаторы* (лат. mediator — посредник), вырабатываемые нервными и рецепторными клетками.

Контроль клеточного деления. Регуляция деятельности клеток выражается не только в изменении белкового синтеза, но и в контроле за участием клеток в митотических делениях. Уже во время дробления по мере увеличения числа бластомеров появляется и постепенно нарастает асинхронность деления. У одних видов это происходит быстрее, у других медленнее. По мере развития зародыша многие клетки постепенно специализируются на выполнении тех или иных функций и перестают делиться.

В закончившем рост взрослом организме деление происходит лишь в немногих обновляющихся тканях. У животных это в основном кроветворная, лимфоидная и эпидермальная ткани. Например, продолжительность жизни эритроцитов в организме человека составлят около 120 суток. Каждую секунду в печени и селезенке разрушается примерно 2,5 млн. эритроцитов и столько же возникает их в костном мозге.

Клетки, сохранившие у взрослого организма способность к размножению и дифференцировке в определенном направлении, называются стволовыми. После каждого деления стволовой клетки одна из вновь образовавшихся начинает дифференцироваться в специализированную клетку, другая остается в стволовой линии.

Некоторые клетки и в дифференцированном состоянии не теряют потенциальной способности к делению и в случае повреждения частей организма могут вступить в митоз. В качестве примера можно упомянуть клетки печени млекопитающих, которые начинают делиться при удалении части органа.

У растений способность к делениям сохраняют клетки меристемы (греч. meristos — делимый). Они обеспечивают непрерывное нарастание массы и обновление ежегодно отмирающих частей растения.

Известны случаи, когда клетки выходят из-под контроля организма и начинают интенсивно делиться — это раковые клетки. Их неконтролируемое размножение приводит к возникновению опухолей.

Клеточные культуры. Извлеченным из организма клеткам можно создать такие условия, при которых они будут жить и размножаться в искусственной среде (in vitro — вне организма, в отличие от in vivo — в организме), образуя культуру кле-

ток. Клеточные культуры можно получать из таких клеток, которые в составе организма потеряли способность к делению, например из лейкоцитов периферической крови. Изучение поведения клеток в культуре помогает понять механизмы контроля деления клеток. Установлено, что в этом контроле главную роль играют клеточные взаимодействия.

Наблюдение за клеточными культурами показало, что клетки активно делятся и расползаются по стеклу сосуда, в котором их культивируют до тех пор, пока они не начнут соприкасаться друг с другом. Контакт поверхностей соседних клеток приводит к остановке их движения и одновременно выключает клетки из размножения. Когда клетки плотным слоем покроют всю доступную им поверхность сосуда, деления прекратятся. Некоторое время клетки будут жить, потом в них начнут возникать всевозможные нарушения, и если часть клеток не пересадить в другой сосуд, на новую среду, то культура погибнет.

Интересно, что пересев клеток на новую среду не всегда стимулирует клеточное размножение. Клетки, претерпевшие несколько пересевов, со временем не приступают к делению даже на новой среде. Специальные эксперименты показали, что клетки, взятые из тканей взрослых организмов, способны делиться in vitro меньшее число раз, чем клетки, полученные из эмбрионов. Причину этого явления, названного по имени открывшего его ученого *феноменом Хейфлика*, многие исследователи видят в старении клеток, и в настоящее время клеточные культуры служат объектом изучения механизмов старения на клеточном уровне.

Клетки, взятые из раковых опухолей, ведут себя в культуре немного иначе. Контакт поверхностей клеток не останавливает их делений, они продолжают размножаться и культура становится многослойной. Не подчиняются опухолевые клетки и правилу Хейфлика: они могут претерпевать неограниченное число делений.

Некоторые клетки в культуре остаются дифференцированными: синтезируют специфические белки, сохраняют морфологические особенности, например опухолевые клетки лимфоидного происхождения. Другие клетки при переносе их в искусственные условия становятся недифференцированными. Изменение условий выращивания иногда приводит к потере, иногда к приобретению свойств дифференцированных клеток. Это позволяет использовать клетки в культуре для изучения механизмов клеточной дифференцировки.

Сохранение некоторыми клетками in vitro дифференцированного состояния послужило толчком для создания клеточных культур с практическими целями для получения из них веществ, которые синтезируются этими клетками. Так получают антитела к различным белкам. Можно получать и лекарственные вещества из клеток тех растений, которые плохо выращиваются на плантациях.

Клеточные культуры нашли применение и в медицине. Для диагностики наследственных заболеваний иногда необходимо достаточно большое количество клеток организма для того, чтобы можно было провести биохимический анализ. Если диагноз нужно установить у эмбриона человека, то взятие материала на анализ представляет большую проблему. В этом случае на помощь приходит техника клеточных культур: несколько сотен клеток, взятых из ворсинок оболочки зародыша без вреда для

него, достаточно, чтобы вырастить большую клеточную массу. Клеточные культуры используют и в вирусологии — для выращивания вирусов и изучения их свойств, а также в фармацевтической и химической промышленностях для исследования повреждающего действия на ДНК и хромосомы вновь синтезированных химических веществ.

?

1. Какие клеточные структуры и механизмы обусловливают систему межклеточных взаимодействий?

2. Каким образом межклеточные взаимодействия обеспечивают целостность организма?

3. Какие вы видите особенности изучения взаимодействия клеток in vitro?

4. Что происходит, когда клетки выходят из-под контроля организма?

§ 22. Половое и бесполое размножение

Бесполое размножение — Половое размножение. Мейоз — Место мейоза в жизненном цикле организмов

Каждую секунду гибнет от старости, болезней или хищников астрономическое количество живых существ. И только благодаря размножению — универсальному свойству всех организмов — жизнь на Земле не прекращается.

Существуют разные способы размножения. Бактерии и одноклеточные организмы в основном размножаются путем деления материнской клетки пополам. Дочерние клетки растут и, в свою очередь, делятся на две. У многоклеточных организмов в размножении участвуют лишь некоторые клетки. Оставив потомство, многоклеточный организм, как правило, стареет и погибает.

У большинства многоклеточных организмов часть клеток специализировалась на выполнении функции размножения, возникли *репродуктивные органы*. В них образуются клетки, способные дать начало новому организму. К репродуктивным относят и *генеративные* (лат. generatio — рождение) *органы*, где формируются *половые* клетки (в противоположность соматическим от лат. soma — тело), способные к слиянию и образованию зиготы.

Если новый организм возникает из половых клеток, то говорят о *половом размножении*. Если же образование нового организма связано с соматическими клетками, то такой способ размножения называют *бесполым*.

Бесполое размножение. Ряд многоклеточных организмов наряду с половым обладает и бесполым размножением.

Бесполое размножение широко распространено у растений. Известно много растений, которые можно размножать клубнями, черенками, отводками, даже листьями, т. е использовать для выращивания нового организма вегетативные органы материнского растения. Такой тип бесполого размножения у растений называют *вегетативным*.

Некоторые водоросли и так называемые споровые растения (мхи, хвощи, папоротники), а также грибы могут размножаться спорами — специальными клетками, часто покрытыми плотной оболочкой, защищающей их от неблагоприятных внешних воздействий: холода, перегрева, высыхания. При возникновении благоприятных условий среды оболочка споры раскрывается, клетка многократно делится, давая начало новому

организму. Спорообразование тоже относится к бесполому размножению.

У животных способность к бесполому размножению сохранили лишь некоторые формы: губки, кишечнополостные, плоские черви, оболочники. У этих организмов образование новой особи происходит либо путем почкования, либо делением, после чего каждая обособившаяся часть целого достраивается до целого. Иногда способностью развиваться в новый организм обладают мельчайшие части тела животного. Например, целая гидра может развиться из 1/200 части тела животного.

При бесполом размножении новые особи образуются из одной или нескольких клеток материнского организма путем *митотических делений*. Таким образом, их клетки получают ту же самую наследственную информацию, которая содержалась в клетках материнского организма. Следовательно, новые организмы, возникшие бесполым путем, генетически являются точными копиями материнского. Совокупность особей, произошедших от общего предка путем бесполого размножения, называют *клонами* (греч. clon — ветвь, отпрыск).

Бесполое размножение активно используют в сельском хозяйстве для размножения растений с набором признаков, полезных для человека. Так, длинными побегами — усами размножают землянику, черенками — плодовые деревья и многие кустарники.

Однако вегетативным путем удается размножать далеко не все растения. Ученые изучают механизмы размножения для того, чтобы научиться управлять ими. Используя клеточные культуры, можно вначале размножить клетки с нужной наследственной информацией, а затем вырастить из них целое растение (рис. 70).

Половое размножение. Мейоз. При половом способе размножения потомство, как правило, имеет двух родителей. Каждый из родителей производит половые клетки. Половые клетки, или гаметы, обладают половинным или гаплоидным набором хромосом. Слияние двух гамет приво-



Рис. 70 Получение целого растения из отдельной клетки моркови

дит к возникновению зиготы, при этом число хромосом становится диплоидным. В диплоидном наборе каждая хромосома имеет себе парную или гомологичную хромосому. Одна из гомологичных хромосом происходит от отца, другая — от матери.

Гаплоидные клетки образуются из диплоидных в результате специального процесса деления клеток — *мейоза* (греч. meiosis — уменьшение).

Таким образом, *мейозом называется тип деления клеток, при котором происходит редукция числа хромосом, т. е. из диплоидной клетки образуются гаплоидные.*

Мейоз протекает сходно почти у всех организмов. Он состоит из двух последовательных делений: первого и второго, причем репликация ДНК предшествует только первому делению. В мейоз, так же как и в митоз, вступают хромосомы, состоящие из двух сестринских хроматид. Однако хромосомы после предмейотической интерфазы немного отличаются от хромосом, вступающих в митоз. Отличие заключается главным образом в том, что хромосомные белки синтезированы не полностью и репликация ДНК также не закончена до конца: в отдельных участках хромосом ДНК осталась недореплицированной. Такой ДНК немного, всего несколько тысячных долей. Этих отличий в составе хромосом достаточно, чтобы их поведение в первой профазе мейоза отличалось от поведения в митотической профазе (рис. 71).

Первая профаза мейоза — это сложно организованная стадия: во время нее происходят процессы, большая часть из которых не имеет аналогов в профазе митоза. Первую мейотическую профазу принято подразделять на несколько этапов: лептотену, зиготену, пахитену, диплотену и диакинез.

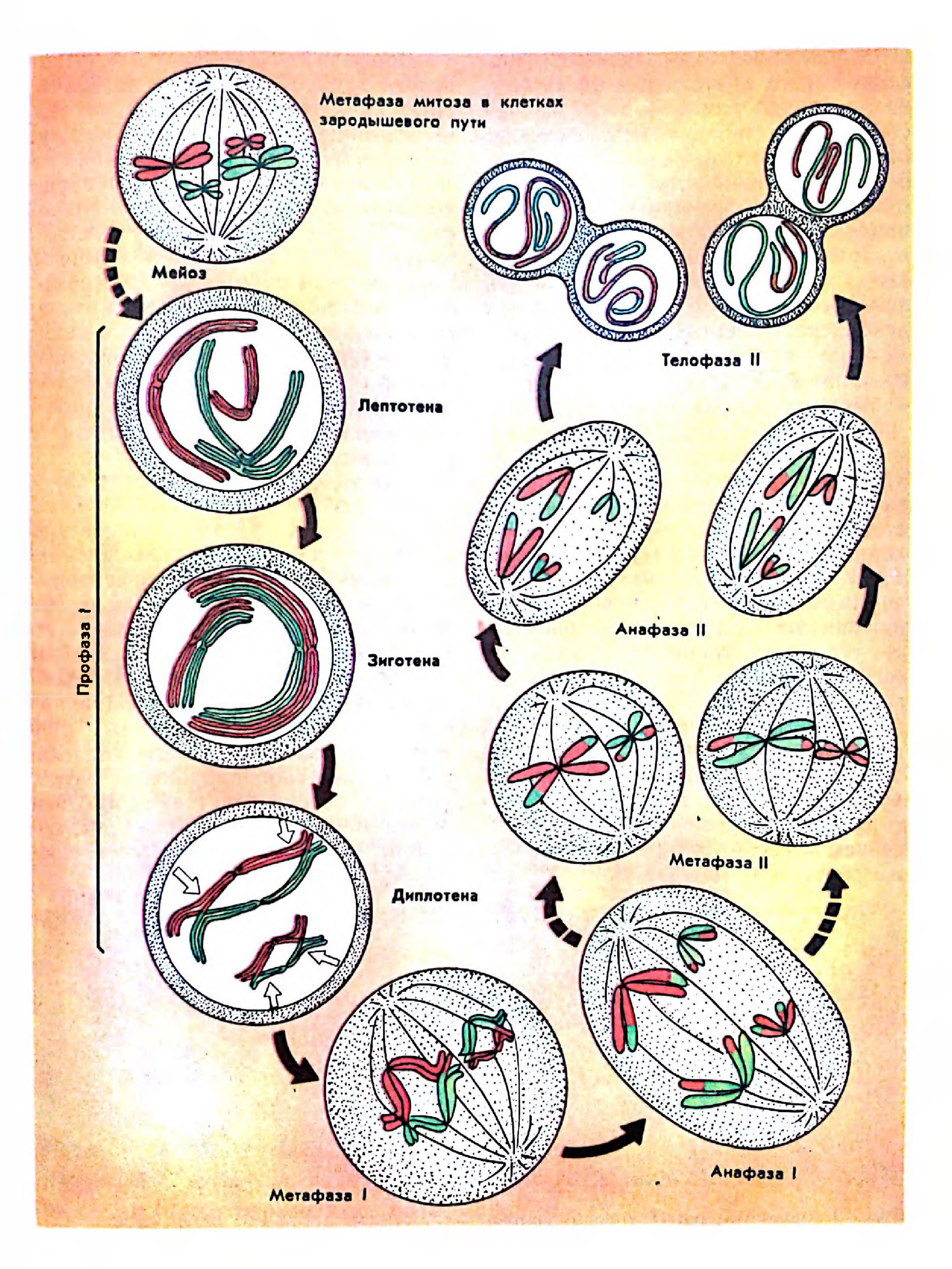
Вступив в профазу I мейоза, хромосомы начинают конденсироваться и становятся различимыми в световой микроскоп. Это *лептотена* (стадия тонких нитей).

Затем гомологичные хромосомы начинают объединяться друг с другом — *конъюгировать* (лат. conjugatio — соединение). В это время заканчивается репликация ДНК, которая была недореплицирована накануне мейоза. Если ее репликацию подавить с помощью ингибиторов, то конъюгации гомологов не произойдет — нормальный ход мейоза будет нарушен.

Стадия, во время которой происходит процесс объединения гомологичных хромосом, называется *зиготеной*. Зиготена продолжается от нескольких часов до нескольких суток (у разных организмов по-разному). После завершения конъюгации в ядре можно наблюдать *гаплоидное число хромосомных пар, или бивалентов*.

Начинается *пахитена* (стадия толстых нитей). Гомологичные хромосомы находятся в состоянии конъюгации длительный период: у дрозофилы — четверо суток, у человека больше двух недель. Все это время отдельные участки хромосом находятся в очень тесном соприкосновении. Если в таком участке произойдет разрыв цепочек ДНК одновременно в двух хроматидах, принадлежащих разным гомологам, то при восстановлении разрыва может получиться так, что ДНК одного гомолога окажется соединенной с ДНК другой, гомологичной хромосомы. Этот процесс носит название кроссинговера (англ. crossing-over — перекрест).

Рис. 71. Схема процесса мейоза (светлые стрелки — места обмена гомологичных хромосом)



Метафаза митоза в клетках зародышевого пути
Мейоз
Лептотена
Зиготена
Профаза I
Диплотена
Метафаза I
Анафаза I
Метафаза II
Анафаза II
Телофаза II

Характерной особенностью профазы I мейоза, в отличие от митоза, является то, что, несмотря на частичную конденсацию, хромосомы не перестают синтезировать РНК. Особенно интенсивно процесс транскрипции идет при формировании женских половых клеток. У некоторых видов в ядрах созревающих женских половых клеток можно отчетливо видеть хромосомы с отходящими от них деконденсированными петлями хроматина, на которых идет транскрипция РНК. Это хромосомы типа «ламповых щеток» (рис. 72).

После завершения кроссинговера и по мере прекращения синтеза РНК хромосомы продолжают конденсироваться и укорачиваться. Начинается стадия *диплотены*, которая постепенно переходит в стадию *диакинеза*. К этому времени связь между двумя гомологами, которая возникла при конъюгации, ослабевает и исчезает, становится видно, что бивалент состоит из двух гомологов, а каждый гомолог — из двух хроматид. Целостность бивалента в это время сохраняется благодаря связи между сестринскими хроматидами и переходу хроматиды одного гомолога в хроматиду другого, который является следствием кроссинговера и носит название *хиазмы* (рис. 71).

Профаза I заканчивается исчезновением ядерной оболочки и ядрышка. Наступает *первая метафаза мейоза*. Она отличается от метафазы митоза, во-первых, тем, что в нее вступают не одиночные, а объединенные попарно хромосомы, т. е. биваленты. Количество бивалентов соответствует гаплоидному числу хромосом. Во-вторых, центромерные районы каждой хромосомы, в отличие от метафазы митоза, способны взаимодействовать с нитями веретена только от одного полюса. Таким образом, центромерные районы составляющих бивалент хромосом оказываются соединенными с разными полюсами.

При выстраивании в центре клетки биваленты движутся независимо друг от друга. Поэтому отцовские и материнские по происхождению хромосомы оказываются ориентированными по отношению к полюсам произвольным образом. Количество возможных вариантов ориентации зависит от числа хромосом в гаплоидном наборе. У дрозофилы (гаплоидное число хромосом — 4) их будет $2^3=8$, у человека — 2^{22}. Следовательно, количество вариантов гамет, которое обеспечивается свободным перекомбинированием хромосом, составит 16 у дрозофилы и 2^{23} у человека.



Рис. 72. Хромосомы типа «ламповых щеток»

Во время *анафазы первого деления* взаимодействие сестринских хроматид исчезает по всей длине хромосомы за исключением центромерного района, и бивалент легко распадается на две хромосомы, которые отходят к разным полюсам. Каждый гомолог состоит из двух хроматид, но в результате кроссинговера хроматиды не идентичны друг другу.

За анафазой I следует *телофаза* I. Хромосомы деконденсируются. Ядро приобретает вид интерфазного, но в нем не происходит удвоения хромосом. Эту стадию называют *интеркинезом*. Она непродолжительна. У некоторых видов интеркинез может вообще отсутствовать. В таком случае клетки сразу после телофазы I переходят в *профазу* II. Иногда выпадают и эти стадии, тогда после анафазы I сразу наступает *прометафаза* II (см. рис. 71).

Второе деление мейоза состоит из тех же стадий, что и митоз, с тем отличием, что в каждой клетке находится не диплоидное, а гаплоидное число хромосом.

Второе деление мейоза проходит гораздо быстрее первого и обычно занимает несколько часов. В целом же мейоз — значительно более длительный процесс по сравнению с митозом: у ржи он идет более двух суток, у дрозофилы — около недели, у человека — три с половиной недели.

В результате мейоза из одной диплоидной клетки образуется четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. При этом вследствие случайного распределения отцовских и материнских хромосом между клетками, а также в результате обмена гомологичных хромосом отдельными участками достигается огромное разнообразие гамет у каждого организма. При слиянии половых клеток также возможно образование большого количества комбинаций (об этом подробнее будет рассказано в главе VI). Таким образом, *при половом способе размножения происходит перекомбинирование наследственной информации, в результате которого потомство в значительной мере отличается от своих родителей.*

Место мейоза в жизненном цикле организмов. У многоклеточных животных организм развивается из зиготы и является диплоидным, а мейоз проходит у взрослого организма перед образованием половых клеток. Затем следует их слияние — *оплодотворение,* дающее начало новому диплоидному организму — *зиготе* (рис. 73). У грибов, некоторых водорослей мейоз происходит сразу за слиянием гамет и возникновением зиготы. Образовавшиеся гаплоидные клетки размножаются митозом и дают начало организму, все клетки которого являются гаплоидными.

У растений в той или иной степени представлены и гаплоидная, и диплоидная стадии развития. У мхов, печеночников, папоротников, например, самостоятельное растение вырастает как из диплоидной, так и из гаплоидной клеток. Следует напомнить, что размножаться могут и диплоидная форма растения (спорами), и гаплоидная (гаметами).

У покрытосеменных растений основная стадия диплоидная, а гаплоидная сведена к нескольким митотическим делениям клеток после мейоза, перед тем как они превратятся в настоящие половые клетки.

Разновидностью полового размножения является *партеногенез* (греч. partenos — девственница, genesis — возникновение), *при котором новый организм развивается из материнской половой клетки без оплодотворения.*

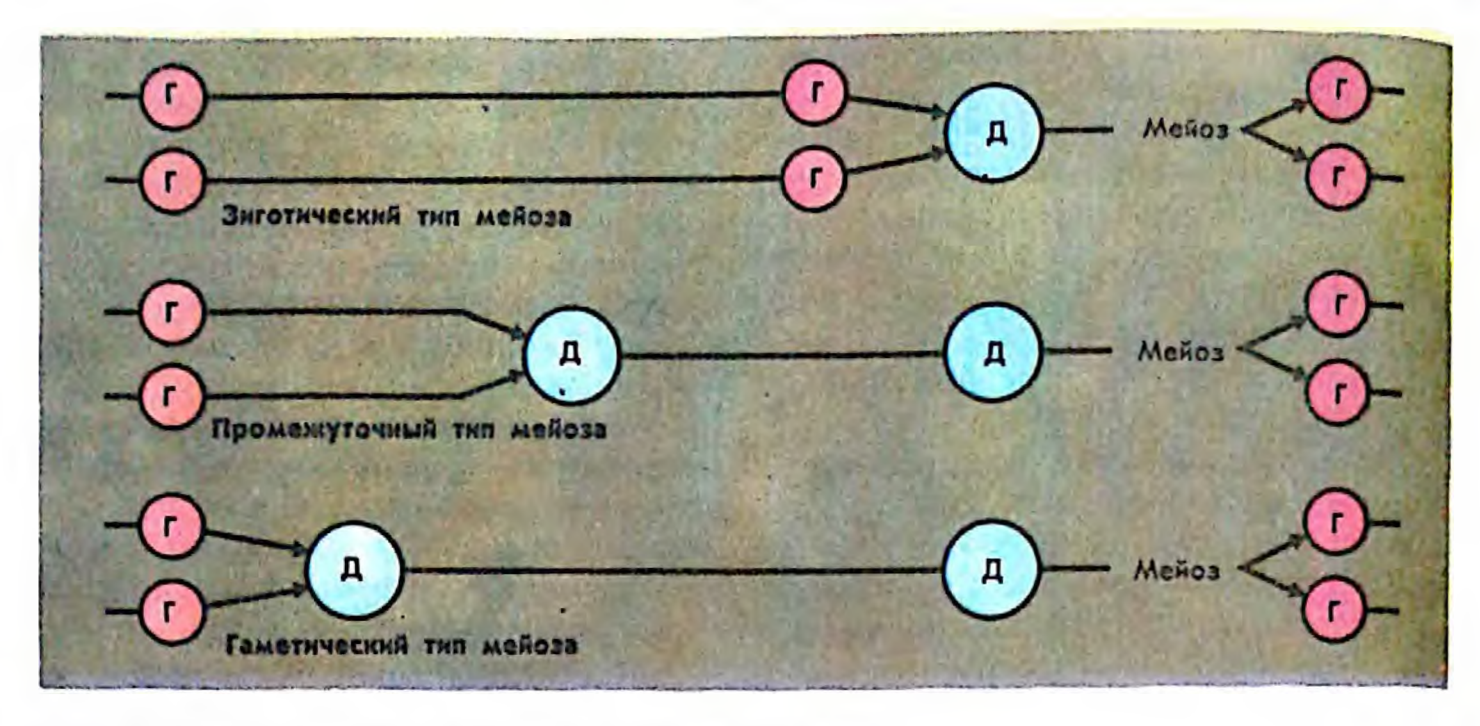


Рис. 73. Место мейоза в жизненном цикле организмов:

Г — гаплоидная стадия организма, Д — диплоидный организм

Партеногенетическое размножение описано для тлей, дафний, скальной ящерицы, некоторых рыб и других животных. Образование яйцеклетки при партеногенезе, как правило, происходит путем обычного митотического деления, без редукции числа хромосом и их перекомбинирования. Развивающиеся организмы при этом полностью идентичны материнскому.

У многих перепончатокрылых насекомых, в том числе и у медоносной пчелы, яйцеклетки образуются в результате мейоза и являются гаплоидными. Они могут быть оплодотворены, а могут развиваться и партеногенетически. Пчелиная матка, например, откладывает как оплодотворенные, диплоидные яйца, так и неоплодотворенные, гаплоидные. Из диплоидных яиц развиваются самки (в зависимости от кормления личинок — рабочие пчелы или матки), а из гаплоидных в результате партеногенетического развития возникают трутни.

У рыб, в частности у серебряного карася, у некоторых тритонов наблюдается разновидность партеногенеза — *гиногенез* (греч. gyne — женщина). В случае гиногенеза обязательное условие развития неоплодотворенного яйца — проникновение в него спермия, который может быть и другой видовой принадлежности. При этом истинного оплодотворения не происходит, ядро спермия погибает, но само проникновение спермия в яйцо является стимулом для начала дробления неоплодотворенной яйцеклетки.

Партеногенез можно вызвать экспериментально, воздействуя на неоплодотворенные яйца высокой температурой, кислотами, светом и другими агентами. Возможность искусственного партеногенеза показана для многих водных и наземных беспозвоночных и позвоночных животных (см. рис. 90).

? 1. Если соматическая клетка данного организма имеет 28 хромосом, то сколько хроматид идет к каждому полюсу в анафазе II? Каково число бивалентов в профазе I?

2. В чем вы видите принципиальные отличия процесса мейоза от митоза? В чем сходство этих двух типов деления?

3. Какие процессы обеспечивают большое разнообразие гамет у каждого организма?

4. Каковы принципиальные различия между половым и бесполым размножением?

5. Каково значение бесполого размножения? Где половое размножение может быть использовано?

§ 23. Образование половых клеток и оплодотворение

Развитие сперматозоидов — сперматогенез — Развитие яйцеклеток — оогенез — Оплодотворение у животных — Развитие половых клеток и оплодотворение у растений — Биологическое значение оплодотворения

Половые клетки, или гаметы, у таких многоклеточных, как губки или турбеллярии, могут возникать в любом участке тела. У большинства организмов они образуются в специальных органах: у животных это *гонады* (греч. gone — семя), или половые железы, у растений — *спорангии*, у грибов — *гаметангии*.

У некоторых организмов будущие половые клетки закладываются на самых ранних этапах дробления. Например, у аскариды уже на стадии 16 бластомеров выделяется половой зачаток, из которого впоследствии возникнут половые клетки. Ряд клеточных поколений от первичных половых клеток до гамет получил название *зародышевого пути*.

Развитие сперматозоидов — сперматогенез. Мужские половые клетки животных — *сперматозоиды* образуются в семенниках. В их развитии различают несколько стадий (рис. 74, *слева*). Первая из них — стадия размножения *первичных половых клеток* — *сперматогониев*, которые интенсивно делятся путем митоза. Затем эти клетки вступают в профазу I мейоза и превращаются в *сперматоциты первого порядка*. В результате непрекращающегося синтеза РНК и, следовательно, белка профазные клетки увеличиваются в размерах. Это — *стадия роста*. Стадия, во время которой проходят одно за другим два мейотических деления, получила название *стадии созревания*. В ре-

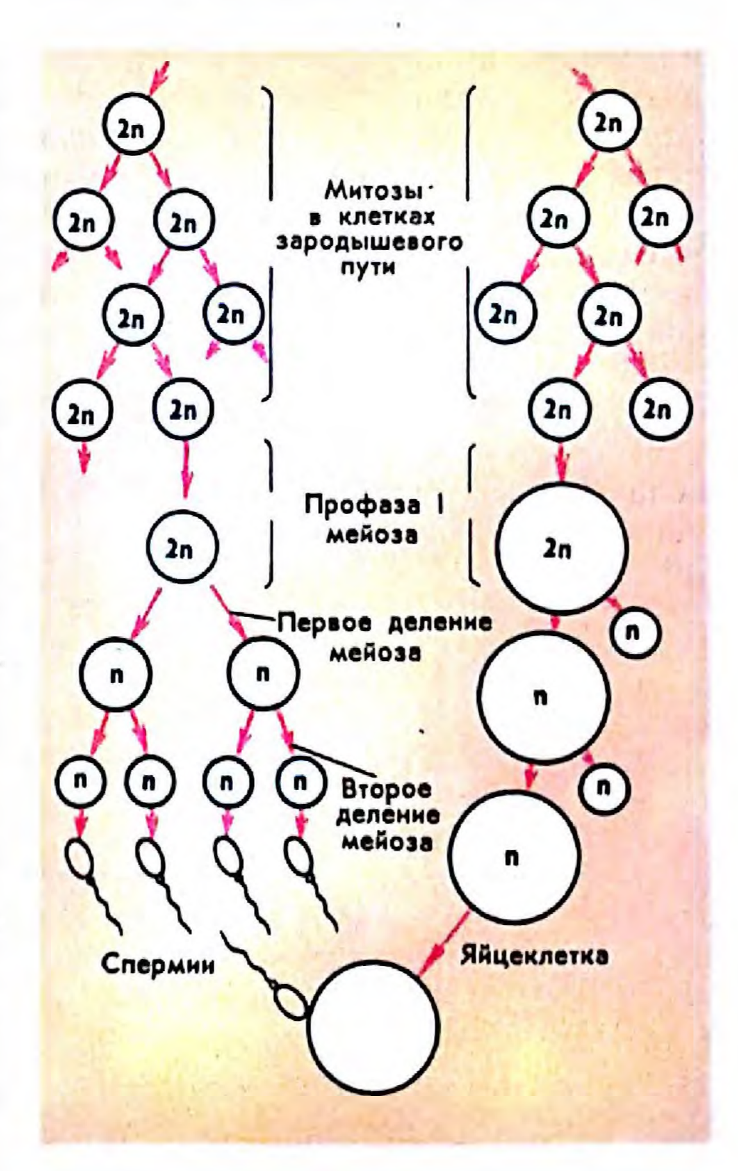


Рис. 74. Схема развития мужских и женских половых клеток:

слева — сперматогенез, *справа* — оогенез

зультате первого деления созревания из одного сперматоцита первого порядка образуется два *сперматоцита второго порядка*. После второго деления из каждого сперматоцита второго порядка возникают две гаплоидные клетки — *сперматиды*. Таким образом, из одной исходной клетки, вступившей в мейоз, образуются четыре сперматиды. Они имеют гаплоидный набор хромосом и 1С-содержание ДНК, но еще не являются специализированными клетками, способными к движению и проникновению внутрь яйцеклетки.

Превращение сперматид в сперматозоиды происходит во время следующей стадии — *стадии формирования*. Она продолжается несколько суток (у человека, например, почти четыре недели). В это время ядро уменьшается в размерах за счет плотной упаковки хромосом. Резко сокращается объем цитоплазмы, и формируются цитоплазматические структуры, характерные только для сперматозоидов.

Рядом с ядром из аппарата Гольджи образуется *акросома* — пузырек, содержащий ферменты, способные растворить оболочку яйцеклетки в момент оплодотворения. С противоположной стороны ядра или головки спермия возникает длинный жгут, или *хвост*, придающий сперматозоиду подвижность. В основании хвоста образующие его фибриллы окружаются слоем митохондрий. Между хвостом и головкой располагается *центриоль* (рис. 75). Все эти преобразования обеспечивают дальнейшее поведение сперматозоида: его подвижность и проникновение в яйцеклетку.

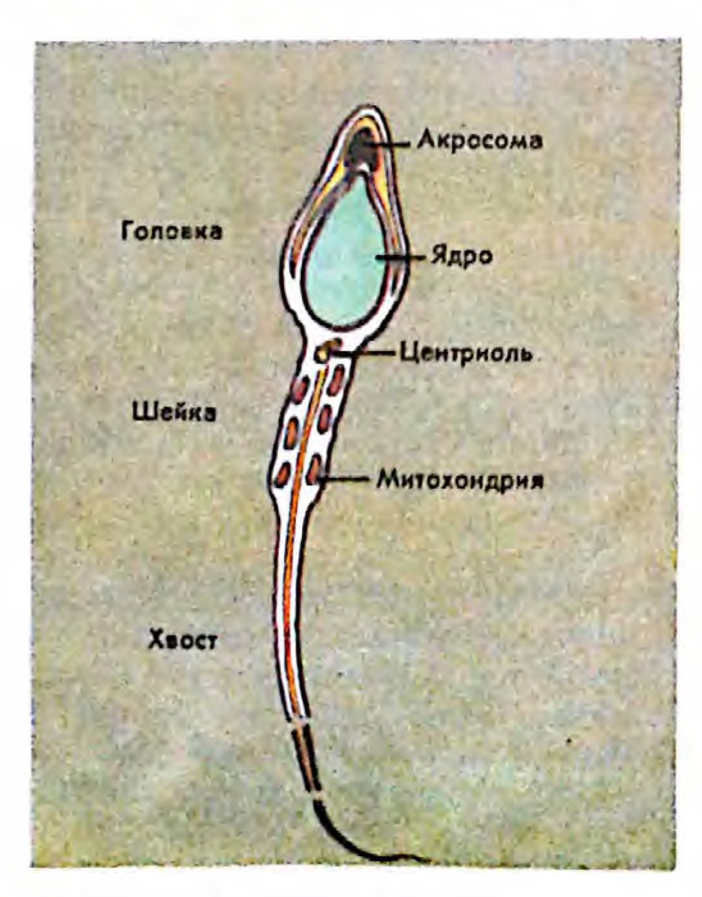


Рис. 75. Строение сперматозоида

Плотная упаковка хромосом в головке сперматозоида и отсутствие цитоплазмы позволяют ему хорошо сохранять свою целостность вне организма и делают его очень устойчивым к неблагоприятным воздействиям внешней среды. Это свойство широко применяется в сельском хозяйстве. При разведении крупного рогатого скота и других животных во многих хозяйствах используют искусственное осеменение. Сперму животных, отличающихся выдающимися признаками, собирают, замораживают и хранят при очень низких температурах (обычно в жидком азоте). В таком состоянии сперму можно сохранять значительное время, перевозить на большие расстояния и после размораживания использовать для получения высокопродуктивного потомства.

Развитие яйцеклеток — оогенез. Зрелое яйцо является высокоспециализированной клеткой, содержащей огромный запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша. Как правило, яйцеклетки

гораздо крупнее других клеток организма. Так, у млекопитающих они имеют диаметр 60—2000 мкм, у лососевых рыб — 6—9 мм, а у страуса размер яйцеклетки составляет несколько сантиметров.

У большинства животных яйцеклетка окружена одной или несколькими оболочками, которые выполняют прежде всего защитную функцию.

Яйцеклетки образуются в яичниках. Так же как и при образовании сперматозоидов, вступлению в мейоз женских половых клеток предшествует стадия размножения первичных половых клеток — *оогониев* — путем митоза. Число митотических делений обычно меньше, чем при размножении сперматогониев.

Вступив в профазу I мейоза, оогоний становится *ооцитом первого порядка*. У млекопитающих и человека этот процесс заканчивается еще до рождения особи. Сформировавшиеся к моменту рождения ооциты первого порядка сохраняются без изменения долгие годы. С наступлением половой зрелости отдельные ооциты периодически вступают в *стадию роста*. Стадия роста ооцита отличается от соответствующей стадии сперматогенеза своей продолжительностью. Иногда на этой стадии ооцит находится несколько месяцев, достигает гигантских размеров. В его цитоплазме образуется много митохондрий, рибосом, развивается гладкая и шероховатая эндоплазматическая сеть, идет синтез питательных веществ, которые запасаются в виде желточных и белковых гранул. У ряда видов в ооците в это время активно функционируют хромосомы типа «ламповых щеток» (см. рис. 72).

У многих организмов рост ооцита осуществляется не только вследствие синтеза РНК и белков в нем самом, но и благодаря активному транспорту веществ из окружающих ооцит клеток, из крови или гемолимфы. В этом транспорте принимают активное участие окружающие ооцит фолликулярные клетки. В конце стадии роста в ооците содержится все необходимое для осуществления первых этапов развития зародыша.

Накануне мейотических делений, которые обычно происходят одно за другим уже после проникновения в ооцит сперматозоида, ядро ооцита перемещается ближе к поверхности клетки так, что веретено деления формируется почти около самой клеточной мембраны, перпендикулярно к ней. При цитокинезе получается одна крупная клетка, содержащая практически всю цитоплазму (ооцит второго порядка), другая — мелкая, состоящая по существу из ядра с минимальным количеством цитоплазмы. Эту клетку называют *1-м редукционным тельцем* (см. рис. 74).

После второго деления мейоза, при котором цитокинез крупной клетки происходит точно так же, появляется крупная яйцеклетка, или *оотида*, и *2-е редукционное тельце*. Первое редукционное тельце, как правило, тоже делится. Таким образом, возникают четыре гаплоидные клетки. В отличие от сперматогенеза, где образующиеся в ходе мейоза клетки равноценны друг другу, при формировании женских половых клеток результатом мейоза является одна готовая к оплодотворению яйцеклетка и три редукционных тельца, которые со временем дегенерируют.

Оплодотворение у животных. Число и размеры половых клеток различны у разных животных. Наблюдается такая закономерность: чем меньше вероятность встречи яйцеклетки и сперматозоида, тем большее число половых клеток образуется в организме. Например, рыбы мечут икру

(яйцеклетки) и сперму прямо в воду (происходит *наружное осеменение*), и количество икринок у некоторых из них достигает громадной величины (треска выметывает около 10 млн. икринок). При *внутреннем оплодотворении* благодаря согласованному поведению самца и самки мужские половые клетки поступают непосредственно в женский организм. В этом случае вероятность оплодотворения очень высока и, как следствие, количество половых клеток резко уменьшается.

Очень сильно уменьшено число производимых половых клеток у тех родителей, которые заботятся о потомках. Так, число икринок у живородящих рыб не превышает нескольких сотен, а одиночные осы, обеспечивающие будущих личинок кормом — парализованными насекомыми, откладывают всего около десяти яиц. На количество производимых яйцеклеток влияет множество других факторов. В частности, существует зависимость между размерами яиц и их количеством — чем крупнее яйца, тем их меньше (птицы).

Процесс оплодотворения состоит из нескольких этапов: *проникновения сперматозоида в яйцо, слияния гаплоидных ядер обеих гамет* с образованием диплоидной клетки — зиготы и *активации ее к дроблению и дальнейшему развитию*.

Яйца большинства животных должны быть оплодотворены почти сразу после овуляции. У большинства млекопитающих яйцо обычно сохраняет способность к оплодотворению на протяжении 24 ч, а у человека — 12—24 ч после овуляции.

Сперматозоиды, оказавшиеся вне мужской половой системы, как правило, живут очень короткое время. Так, сперматозоиды форели погибают в воде уже через 30 с, в половых путях кур сперматозоиды живут 30—40 дней, в матке и яйцеводах женщины — 5—8 дней, а в семяприемнике самок пчел сперматозоиды сохраняют способность к оплодотворению на протяжении года и более.

Нахождение яйцеклетки сперматозоидом и их взаимодействие обеспечивается специальными веществами — *гамонами*, вырабатываемыми половыми клетками. Предполагают, что существуют по крайней мере два типа *гиногамонов* — веществ, выделяемых яйцеклетками (один активирует движение сперматозоидов, другой агглютинирует их), и два типа *андрогамонов*, выделяемых мужскими половыми клетками (один парализует подвижность сперматозоидов, другой растворяет оболочку яйца).

Оплодотворение происходит лишь при определенной концентрации сперматозоидов (рис. 76). На кроликах было показано, что не происходит оплодотворения как в том случае, когда в осеменении самки участвует менее 1000 сперматозоидов, так и в том, когда их больше 100 млн. Это объясняют недостаточным или избыточным количеством выделяемой гиалуронидазы — фермента.

На примере лягушки рассмотрим, как происходит оплодотворение у животных. Неоплодотворенная икринка покрыта несколькими защитными оболочками, предохраняющими ее от внешних воздействий. Сперматозоиды активно передвигаются в воде и при встрече с яйцеклеткой с помощью гиалуронидазы, выделяемой акросомой, растворяют ее оболочки и проникают внутрь клетки. Как только один сперматозоид проникнет в яйцеклетку, ее оболочки приобретают свойства, препятствующие проникновению других сперматозоидов, а яйцо начинает готовиться к делению.



Рис. 76. Фотография яйцеклетки моллюска с множеством сперматозоидов, прикрепившихся к ее поверхности

Эксперименты показывают, что для побуждения яйца к дроблению совсем не обязательно проникновение сперматозоида в яйцеклетку, достаточно их поверхностного взаимодействия. Если микропипеткой оттянуть начавший проникать внутрь яйцеклетки сперматозоид, то может начаться дробление. И наоборот, если микропипеткой ввести сперматозоид сразу внутрь яйца, то активации не произойдет.

У некоторых видов, в частности у тутового шелкопряда, в яйцеклетку могут проникнуть несколько сперматозоидов, но сливается с ядром яйцеклетки в норме только один из них, остальные погибают.



Борис Львович Астауров (1904—1974) — отечественный биолог. Основные научные исследования посвящены теоретическим и практическим вопросам развития и наследственности тутового шелкопряда. Разработал эффективные методы получения искусственного партеногенеза и межвидового андрогенеза, которые позволили создать ядерно-цитоплазматические гибриды

В экспериментах с тутовым шелкопрядом Б. Л. Астауров показал, что, нагревая яйца бабочек в определенный момент их развития, можно добиться гибели материнского ядра. В таком случае довольно часто происходит слияние ядер двух спермиев, образуется диплоидное ядро, которое и приступает к делению. Полученное в таких опытах потомство наследует исключительно отцовские признаки, несмотря на то, что от матери зародыш получил огромную массу цитоплазмы. Развитие зародыша за счет отцовского наследственного материала без участия ядра яйцеклетки носит название *андрогенеза* (греч. andros — мужчина). Эти эксперименты Б. Л. Астаурова и его сотрудников имели большое значение для понимания роли ядра в передаче наследственных свойств организма.

Развитие половых клеток и оплодотворение у растений. Процесс формирования половых клеток растений, который рассмотрим на примере покрытосеменных, состоит из двух этапов: *спорогенеза* и *гаметогенеза*. При формировании мужских половых клеток они носят название *микроспорогенеза* и *микрогаметогенеза*; при образовании женских половых клеток соответственно — *макро-* или *мегаспорогенеза* и *макро-* или *мегагаметогенеза*.

В основе спорогенеза лежит мейоз — процесс образования гаплоидных клеток. Мейозу, так же как и у животных, предшествует размножение клеток путем митотических делений.

Мироспорогенез происходит в специальной ткани пыльника, называемой археспориальной (греч. arche — начало и *спора*), где в результате митозов возникают многочисленные клетки — материнские клетки пыльцы, которые вступают в мейоз. После двух мейотических делений возникают четыре гаплоидные микроспоры, которые некоторое время лежат рядом, образуя тетрады микроспор, затем тетрады распадаются на отдельные микроспоры — пыльцевые зерна.

Каждое пыльцевое зерно покрывается двумя оболочками — внутренней (интина) и внешней (экзина). Затем в нем начинается микрогаметогенез. Он заключается в двух последовательных митотических делениях. В результате первого образуются две клетки: *вегетативная* и *генеративная*. Позднее генеративная клетка претерпевает еще один митоз. Образуются две собственно половые клетки — *спермии*.

Макро- или мегаспорогенез происходит в тканях семяпочки. В ней обособляется одна или несколько археспориальных клеток. Они усиленно растут и, как следствие, становятся значительно крупнее окружающих их клеток семяпочки. Каждая археспориальная клетка один-два или несколько раз делится митозом, а может и сразу превратиться в материнскую клетку макроспоры. В ней происходит мейоз, образуются четыре гаплоидные клетки. Одна из них (обычно самая крупная) развивается в зародышевый мешок, а три постепенно дегенерируют (вспомните редукционные тельца в оогенезе животных).

На этом макроспорогенез заканчивается, начинается макро- или мегагаметогенез. Во время гаметогенеза происходит несколько митотических делений (у большинства покрытосеменных растений их три). Митозы не сопровождаются цитокинезом. После трех делений образуется восьмиядерный зародышевый мешок.



Сергей Гаврилович Навашин (1857—1930). Основные направления научных исследований — эмбриология и цитология растений. Открыл двойное оплодотворение у покрытосеменных растений. Создал отечественную школу цитологов и эмбриологов растений

В дальнейшем ядра обособляются в самостоятельные клетки, которые

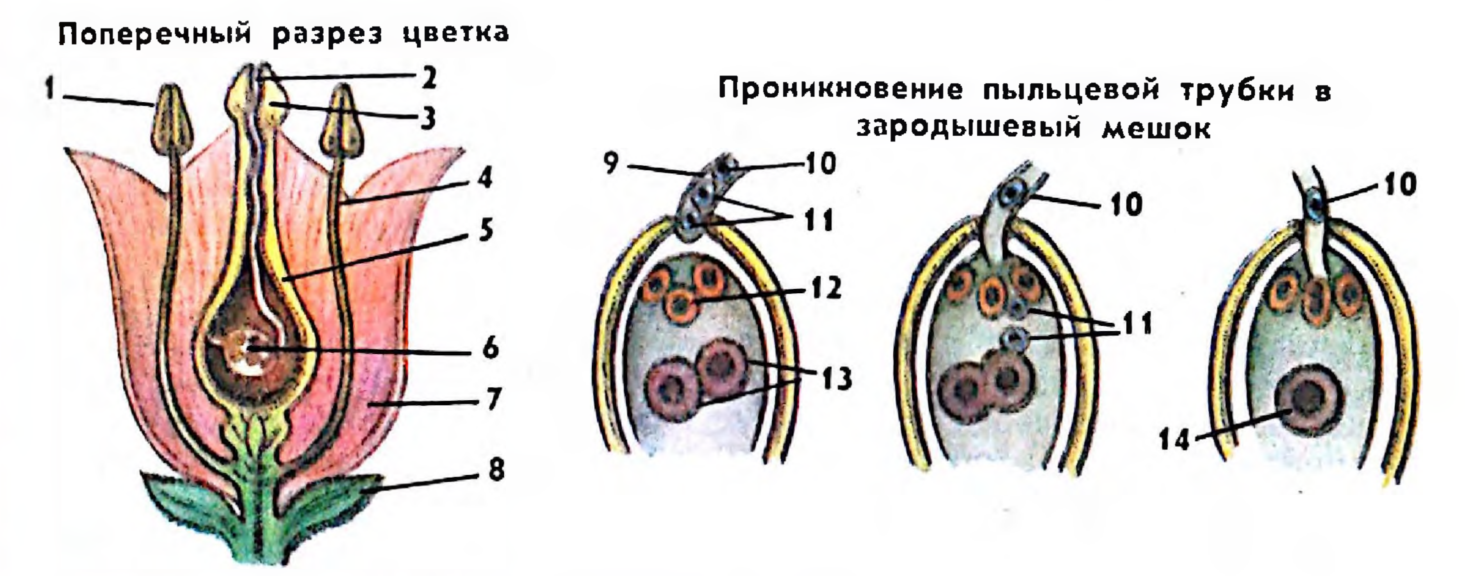


Рис. 77. Двойное оплодотворение у цветкового растения:

1 — пыльник с пыльцевыми зернами; *2* — прорастающее пыльцевое зерно; *3* — рыльце; *4* — тычиночная нить; *5* — завязь; *6* — зародышевый мешок; *7* — лепесток; *8* — чашелистик; *9* — пыльцевая трубка; *10* — вегетативное ядро; *11* — спермии; *12* — яйцеклетка; *13* — центральные клетки; *14* — зачаток эндосперма

распределяются в зародышевом мешке следующим образом. Одна из них, являющаяся собственно яйцеклеткой, вместе с двумя клетками — *синергидами* располагается у *микропиле* — в месте, где происходит проникновение спермиев. При этом проникновении синергиды играют существенную роль, так как содержат ферменты, способствующие растворению оболочек пыльцевых трубок. Три клетки располагаются в противоположной части зародышевого мешка, их называют *антиподами*. Антиподы выполняют функцию передатчика питательных веществ из семяпочки в зародышевый мешок. Две оставшиеся клетки занимают центральное место в зародышевом мешке и очень часто сливаются, образуя диплоидную *центральную клетку*.

Когда в завязь проникнут два спермия, один из них сольется с яйцеклеткой, дав начало диплоидному зародышу. Другой соединится с центральной диплоидной клеткой. Образуется триплоидная клетка, из которой очень быстро возникнет *эндосперм* — питательный материал для развивающегося зародыша (рис. 77).

Этот процесс, характерный для всех покрытосеменных, открыт в конце прошлого века С. Г. Навашиным и получил название *двойного оплодотворения*. Значение двойного оплодотворения, по-видимому, заключается в том, что обеспечивается активное развитие питательной ткани уже после оплодотворения. Поэтому семяпочка у покрытосеменных не запасает питательных веществ впрок и, следовательно, развивается гораздо быстрее, чем у многих других растений, например у голосеменных.

Биологическое значение оплодотворения. Биологическое значение оплодотворения состоит в том, что при слиянии мужских и женских половых клеток, происходящих обычно из разных организмов, образуется новый организм, несущий признаки отца и матери. При образовании половых клеток в мейозе возникают гаметы с разным сочетанием хромосом, поэтому после оплодотворения новые организмы могут сочетать в себе признаки обоих родителей в самых различных комбинациях. В результате этого происходит колоссальное увеличение наследственного разнообразия организмов.

?

1. Проведите сравнительный анализ процесса формирования половых клеток у животных и растений. В чем вы видите основное сходство и основное различие в этих процессах?

2. Какую роль выполняют процессы митоза и мейоза в спорогенезе и гаметогенезе растений?

3. В главном процесс оплодотворения схож для большинства животных, но в частностях имеет довольно значительные отличия, начиная от брачного поведения, способов оплодотворения до различий в механизмах проникновения сперматозоида в яйцеклетку. Как вы считаете, в чем биологический смысл такого разнообразия?

4. У многих организмов гаплоидная стадия — это только стадия гамет. Как вы считаете, в чем преимущество диплоидности по сравнению с гаплоидностью?

5. Какое биологическое значение может иметь тот факт, что у некоторых животных сперматозоиды очень долгое время могут сохраняться, не теряя способности оплодотворять яйцеклетку? Приведите примеры таких животных.

6. Предложите гипотезы относительно того, почему у ряда видов животных появился и вошел в жизненный цикл такой процесс, как партеногенез. Какую роль он сыграл и играет у животных, развивающихся партеногенетически?

Раздел II.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ

Глава VI. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЯВЛЕНИЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

С незапамятных времен людей волновал вопрос о причинах сходства потомков и родителей, о природе вновь возникающих изменений. Наука и практика накопили к середине XIX в. огромный фактический материал, но в чем причины сходства и различия организмов, долгое время установить не удавалось.

Свойство организмов обеспечивать морфологическую и функциональную преемственность между поколениями получило название *наследственности*.

Важный шаг в познании закономерностей наследственности сделал выдающийся чешский исследователь Грегор Мендель. Он выявил важнейшие законы наследственности и показал, что признаки организмов определяются дискретными (отдельными) наследственными факторами. Работа «Опыты над растительными гибридами» отличалась глубиной и математической точностью, однако она была опубликована в малоизвестных трудах Брюннского общества естествоиспытателей и оставалась неизвестной почти 35 лет — с 1865 до 1900 г. Именно в 1900 г. Г. де Фриз в Голландии, К. Корренс в Германии и Э. Чермак в Австрии независимо друг от друга переоткрыли законы Менделя и признали его приоритет. Переоткрытие законов Менделя вызвало стремительное развитие *науки о наследственности и изменчивости организмов — генетики*. Элементарные единицы наследственности стали называть *генами*. Было доказано, что гены расположены в хромосомах. Но молекулярная



Грегор Иоганн Мендель (1822—1884) — чешский ученый. На основании обширных опытов по гибридизации различных сортов гороха впервые открыл, обосновал и сформулировал основные закономерности наследственности: расщепление и комбинирование наследственных признаков (законы Менделя)

структура генов еще долгое время оставалась неизвестной.

В 50-х годах нашего столетия установлено, что *ген представляет собой участок молекулы ДНК в хромосоме.* Ген, как правило, определяет строение одного из белков живой клетки и тем самым участвует в формировании одного или нескольких признаков организма (см. § 13).

Успехи, достигнутые генетикой, в настоящее время столь значительны, что она играет очень важную роль в биологии.

§ 24. Современное представление о гене

Организация генома — Строение гена — Развитие представлений о гене

Хромосома любого организма, будь то бактерия или человек, содержит длинную (от сотен тысяч до миллиардов пар нуклеотидов) непрерывную цепь ДНК, вдоль которой расположено множество генов. Установление количества генов, их точного местоположения на хромосоме и детальной внутренней структуры, включая знание полной нуклеотидной последовательности,— задача исключительной сложности и важности. Ученые успешно решают ее, применяя целый комплекс молекулярных, генетических, цитологических, иммуногенетических и других методов. В ближайшие 25 лет, например, планируется полное описание молекулярного строения *генома* человека, *т. е. всей ДНК, содержащейся в гаплоидном наборе хромосом* (программа «Геном человека»). Учитывая, что длина ДНК, заключенной в ядре каждой диплоидной клетки человека, составляет 5·1 000 000 000 пар нуклеотидов, объем книги, где будут изложены все данные о структуре генов человека, займет несколько сот тысяч страниц. Эта очень большая и чрезвычайно сложная работа не только позволит установить множество еще неизвестных закономерностей, лежащих в основе организации геномов высших организмов, но и окажет значительное влияние на медицину и сельское хозяйство.

Организация генома. Различные организмы резко отличаются по количеству ДНК, составляющей их геномы. У вирусов в зависимости от их величины и сложности размер генома колеблется от нескольких тысяч до сотен пар нуклеотидов. Гены в таких просто устроенных геномах расположены один за другим и занимают до 100% длины соответствующей нуклеиновой кислоты (РНК или ДНК). Для многих вирусов установлена полная нуклеотидная последовательность ДНК. У бактерий размер генома значительно больше. У кишечной палочки единственная нить ДНК — бактериальная хромосома состоит из $4{,}2 \cdot 10^6$ пар нуклеотидов. Более половины этого количества состоит из *структурных генов*, т. е. генов, кодирующих определенные белки. Остальную часть бактериальной хромосомы составляют неспособные транскрибироваться нуклеотидные последовательности, функция которых не вполне ясна. Подавляющее большинство бактериальных генов уникальны, т. е. представлены в геноме один раз. Исключение составляют гены транспортных и рибосомальных РНК, которые могут повторяться десятки раз.

Геном эукариот, особенно высших, резко превышает по размерам

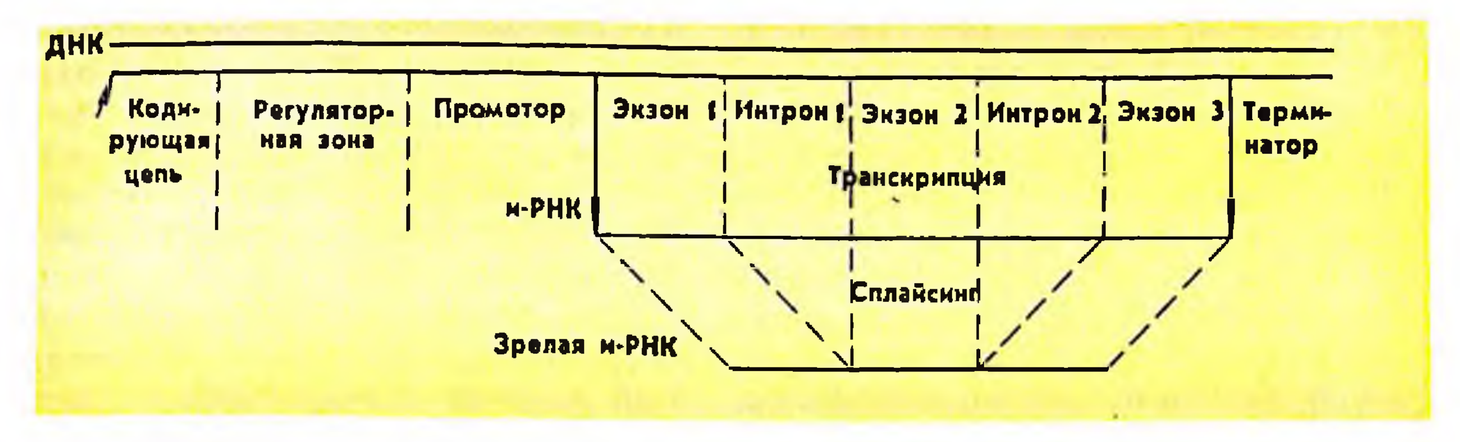


Рис. 78. Схема строения гена эукариот

геном прокариот и достигает, как отмечалось, сотен миллионов и миллиардов пар нуклеотидов. Количество структурных генов при этом возрастает не очень сильно. Количество ДНК в геноме человека достаточно для образования примерно 2 млн. структурных генов. Реально имеющееся число оценивается как 50—100 тыс. генов, т. е. в 20—40 раз меньше того, что могло бы кодироваться геномом такого размера. Следовательно, приходится констатировать избыточность генома эукариот. Причины избыточности в настоящее время в значительной степени прояснились: во-первых, некоторые гены и последовательности нуклеотидов многократно повторены, во-вторых, в геноме существует много генетических элементов, имеющих регуляторную функцию, в-третьих, часть ДНК вообще не содержит генов.

Строение гена. Согласно современным представлениям, ген, кодирующий синтез определенного белка, у эукариот состоит из нескольких обязательных элементов (рис. 78). Прежде всего это обширная *регуляторная зона*, оказывающая сильное влияние на активность гена в той или иной ткани организма на определенной стадии его индивидуального развития. Далее расположен непосредственно примыкающий к кодирующим элементам гена *промотор* — последовательность ДНК длиной до 80—100 пар нуклеотидов, ответственная за связывание РНК-полимеразы, осуществляющей транскрипцию данного гена. Вслед за промотором лежит *структурная часть гена,* заключающая в себе информацию о первичной структуре соответствующего белка. Эта область для большинства генов эукариот существенно короче регуляторной зоны, однако ее длина может измеряться тысячами пар нуклеотидов.

Важная особенность эукариотических генов — их прерывистость. Это значит, что область гена, кодирующая белок, состоит из нуклеотидных последовательностей двух типов. Одни — *экзоны* — это участки ДНК, которые несут информацию о строении белка и входят в состав соответствующих РНК и белка. Другие — *интроны* — не кодируют структуру белка и в состав зрелой молекулы и-РНК не входят, хотя и транскрибируются. Процесс вырезания интронов — «ненужных» участков молекулы РНК и сращивания экзонов при образовании и-РНК осуществляется специальными ферментами и получил название *сплайсинг* (сшивание, сращивание). Экзоны обычно соединяются вместе в том же порядке, в котором они располагаются в ДНК. Однако не абсолютно все гены эукариот прерывисты. Иначе говоря,

у некоторых генов, подобно бактериальным, наблюдается полное соответствие нуклеотидной последовательности первичной структуре кодируемых ими белков. Таким образом, ген эукариот во многом похож на оперон прокариот, хотя и отличается от него более сложной и протяженной регуляторной зоной, а также тем, что он кодирует обычно только один белок, а не несколько, как оперон у бактерий.

Развитие представлений о гене. Как было отмечено, развитие представлений о гене берет начало с работ Г. Менделя и его последователей. В этих работах, несмотря на их кажущуюся простоту, было установлено несколько принципиальных свойств генов, часть из которых имеет всеобщее и фундаментальное значение, например дискретность генов и их линейное расположение в хромосоме. Другие свойства, такие, как закономерности расщепления признаков в потомстве гибридов, хотя и широко распространены, ограничиваются диплоидными эукариотическими организмами.

Современная генетика и ряд ее методов также опираются на фундамент классической генетики.

?

1. Что такое наследственность с позиции молекулярной биологии?

2. Какие структуры клетки являются материальной основой наследственности?

3. Часть ДНК, не содержащая генов, увеличивается по мере усложнения организации животного. Ваша гипотеза о причинах этого явления.

4. Какие особенности в строении и регуляции генов существуют в прокариотической и эукариотической клетках?

§ 25. Моногибридное скрещивание. Первый закон Менделя

Гибридологический метод — Единообразие первого поколения — Расщепление признаков у гибридов второго поколения — Гомозиготные и гетерозиготные особи — Причина расщепления признаков у гибридов

Гибридологический метод. Методы генетического анализа очень разнообразны, но центральным из них является *гибридологический* — метод, который Г. Мендель положил в основу своих опытов и который лег в основу классической и современной генетики. Суть его заключается в скрещивании (гибридизации) организмов, отличающихся друг от друга по одному или нескольким признакам, и в детальном анализе потомства. Поскольку потомков от таких скрещиваний называют гибридами, то и метод получил название гибридологического.

В том случае, когда *родительские организмы отличаются друг от друга по одному изучаемому признаку, скрещивание называют моногибридным.*

Единообразие первого поколения. Правило доминирования. Г. Мендель проводил опыты с горохом — самоопыляющимся растением. Среди большого количества сортов он выбрал для эксперимента два, отличающихся по одному признаку: семена одного сорта гороха были желтые, а другого — зеленые. Поскольку горох, как правило, размножается самоопылением, в пределах сорта нет изменчивости по окраске семян. Учитывая это свойство, Г. Мендель искусственно опылил это растение, скрестив сорта,

отличающиеся цветом семян. Независимо от того, к какому сорту принадлежали материнские растения, гибридные семена первого поколения оказались только желтыми.

Следовательно, у гибридов проявляется только один признак, признак другого родителя как бы исчезает. Такое преобладание признака одного из родителей Г. Мендель назвал *доминированием*, а соответствующие признаки *доминантными*. Признаки, не проявляющиеся у гибридов первого поколения, он назвал *рецессивными*. В опытах с горохом признак желтой окраски семян доминировал над зеленой окраской. Таким образом, Г. Мендель обнаружил единообразие по окраске у гибридов первого поколения, т. е. все гибридные семена имели одинаковую окраску. В опытах, где скрещивающиеся сорта отличались и по другим признакам, были получены такие же результаты: *единообразие первого поколения и доминирование одного признака над другим.*

Впоследствии генетики, изучая наследование разнообразных признаков у растений, животных, грибов, микроорганизмов, обнаружили широкое распространение явления доминирования.

Расщепление признаков у гибридов второго поколения. Из гибридных семян гороха Г. Мендель вырастил растения, которые путем самоопыления произвели семена второго поколения. Среди них оказались не только желтые семена, но и зеленые. Всего он во втором поколении получил 6022 желтых и 2001 зеленое семя, т. е. $^3/_4$ гибридов имели желтую окраску и $^1/_4$ — зеленую. Следовательно, отношение числа потомков второго поколения с доминантным признаком к числу потомков с рецессивным оказалось близким к 3:1. Такое явление он назвал *расщеплением признаков*. Г. Менделя не смутило, что реально обнаруженные им соотношения потомков немного отклонялись от отношения 3:1. Далее, изучая статистическую природу закономерностей наследования, мы убедимся в правоте Менделя.

Сходные результаты во втором поколении дали многочисленные опыты по генетическому анализу других пар признаков. Основываясь на полученных результатах, Г. Мендель сформулировал *первый закон — закон расщепления. В потомстве, полученном от скрещивания гибридов первого поколения, наблюдается явление расщепления: четверть особей из гибридов второго поколения имеет рецессивный признак, три четверти — доминантный.*

Гомозиготные и гетерозиготные особи. Чтобы выяснить, как будет осуществляться при самоопылении наследование признаков в третьем поколении, Г. Мендель вырастил гибриды второго поколения и проанализировал полученное потомство. Он выяснил, что $^1/_3$ растений второго поколения, выросших из желтых семян, производила только желтые семена. То же самое отмечалось у растений, выросших из зеленых семян: все семена, полученные от них, были зелеными. Оставшиеся $^2/_3$ растений второго поколения, выросшие из желтых семян, давали желтые и зеленые семена в отношении 3:1. Другими словами, эти растения были подобны гибридам первого поколения.

Итак, Г. Мендель впервые установил факт, свидетельствующий о том, что растения, сходные по внешнему виду, могут резко отличаться по наследственным свойствам. Особи, не дающие расщепления в следующем поколении, позднее получили назва-



Август Вейсман (1834—1914) — немецкий зоолог и теоретик эволюционного учения. Выступал против ламаркизма. Автор умозрительной теории наследственности и индивидуального развития, предвосхитившей современное представление о хромосомах как носителях наследственности

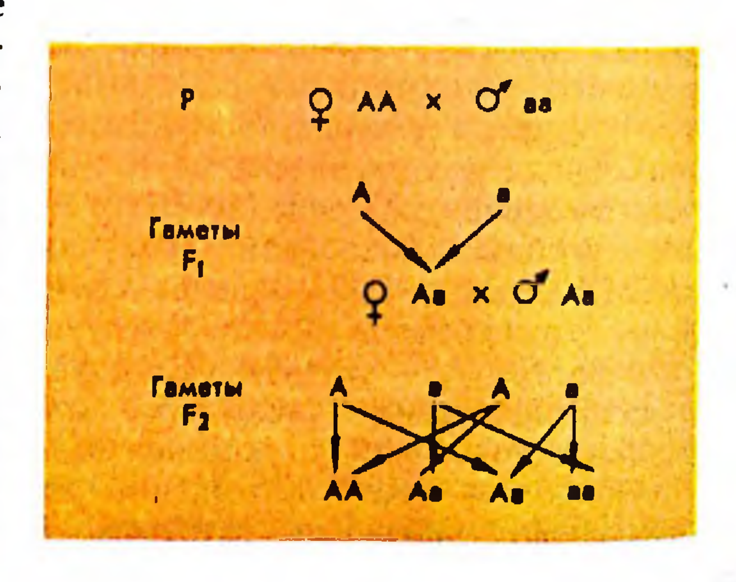
ние *гомозиготных* (от греч. gomo — равный, zygota — оплодотворенная яйцеклетка). Особи, в потомстве у которых обнаруживается расщепление, назвали *гетерозиготными* (от греч. getero — разный).

Важно отметить, что никто из ученых в 60-х годах XIX в. еще не имел ясных представлений о сущности мейоза и оплодотворения. Крупный вклад в понимание механизма полового размножения в 80-х годах прошлого века внес А. Вейсман. Основываясь на закономерностях деления клеток, он пришел к заключению о локализации вещества наследственности в хромосомах. Позднее, в 1902 г., Г. Бовери в Германии и В. Сэттон в США обратили внимание на сходство в поведении хромосом в мейозе и оплодотворении с наследованием признаков по законам Менделя.

Причина расщепления признаков у гибридов. Какова причина расщепления признаков в потомстве гибридов? Почему в первом, втором и последующих поколениях возникают особи, дающие в результате скрещивания потомство с доминантным и рецессивным признаками? Обратимся к схеме, на которой символами, принятыми в генетике, записаны результаты опыта по моногибридному скрещиванию. Символы P, F_1, F_2 обозначают соответственно родительское, первое, второе поколения: ♂ — мужской род, ♀ — женский род; значок × — скрещивание. Ген, отвечающий за доминантный желтый цвет семян, обозначим большой буквой, например *A*, ген, отвечающий за рецессивный зеленый цвет,— малой буквой *a*.

Большое достижение Г. Менделя состояло в том, что он нашел простой и очень удобный способ выражения наблюдающихся в скрещиваниях типов потомков в алгебраической форме. Блестящая математическая подготовка, которую он получил в Венском университете, помогла установить закономерности наследования.

Схема образования зигот при моногибридном наследовании такова:



Для понимания цитологических основ наследования необходимо вспомнить основные явления, происходящие в мейозе. В первом делении мейоза происходит образование клеток, несущих гаплоидный набор хромосом (n). Такие клетки содержат только одну хромосому из каждой пары гомологичных хромосом, в дальнейшем из них образуются гаметы. Слияние гаплоидных гамет при оплодотворении ведет к образованию диплоидного ($2n$) организма. *Процесс образования гаплоидных гамет и восстановление диплоидности при оплодотворении обязательно происходят в каждом поколении организмов, размножающихся половым способом.*

Исходные родительские растения в рассматриваемом опыте были гомозиготными, т. е. несли две одинаковые хромосомы. Следовательно, скрещивание можно записать так: P(♀AA×♂aa). Очевидно, что оба родителя способны производить гаметы только одного сорта, причем растения, имеющие два доминантных гена AA, дают гаметы, несущие только ген A, а растения с двумя рецессивными генами aa образуют половые клетки с геном a. Все семена первого поколения получаются гетерозиготными Aa и имеют желтый цвет, так как доминантный ген A подавляет действие рецессивного гена a. Такие гетерозиготные растения Aa способны производить гаметы двух сортов, несущие гены A и a.

При оплодотворении возникают четыре типа зигот: $AA+Aa+aA+$ $+aa$, что можно записать так: $AA+2Aa+aa$ (1:2:1). Поскольку в опыте гетерозиготные семена Aa также окрашены в желтый цвет, в F_2 получается соотношение желтых семян к зеленым, равное 3:1. Понятно, что $^1/_3$ растений, которые выросли из желтых семян, имеющих гены AA, при самоопылении снова дают только желтые семена. У остальных $^2/_3$ растений с генами Aa, так же как у гибридных растений из F_1, будут формироваться два разных типа гамет и в следующем поколении при самоопылении произойдет расщепление признака окраски семян на желтые и зеленые в соотношении 3:1.



Вильгельм Людвиг Иоганнсен (1857—1927)— датский генетик. Создал учение о чистых линиях, которое свидетельствовало о ненаследовании приобретенных признаков и подтверждало роль наследственности в процессе естественного отбора. Это учение легло в основу современных принципов селекции. Занимался историей генетики, дал обзор идей о наследственности от древних греков до Т. Моргана

Таким образом, было установлено, что расщепление признаков в потомстве гибридных растений — результат наличия у них двух генов: A и a, ответственных за развитие одного признака (например, окраски семян). Поэтому при полном доминировании расщепление по фенотипу (3:1) не совпадает с ращеплением по генотипу (1AA:2Aa:1aa).

Генотип и фенотип. Рассматривая результаты самоопыления гибридов F_2, мы обнаружили, что растения, выросшие из желтых семян, будучи внешне сходными, или, как говорят в таких случаях, имея одинаковый *фенотип*, обладают различной комбинацией генов, которую принято называть *генотипом*. Явление доминирования приводит к тому, что при одинаковом фенотипе особи могут обладать различными генотипами. Понятия «генотип» и «фенотип», которые ввел В. Иоганнсен, очень важны в биологии. *Совокупность всех генов организма составляет его генотип. Совокупность всех признаков организма, начиная с внешних и кончая особенностями строения и функционирования клеток и органов, составляет фенотип. Фенотип формируется под влиянием генотипа и условий внешней среды.*

?

1. Что мешало предшественникам Г. Менделя подойти к анализу наследования признаков? В чем проявилась гениальность Г. Менделя?

2. В чем причина расщепления во втором поколении по анализируемому признаку?

3. Какие выводы вы можете сделать, анализируя результаты моногибридного скрещивания?

4. Какие признаки можно отнести к «менделирующим», т. е. подчиняющимся законам Менделя?

5. Черная окраска шерсти у крупного рогатого скота определяется доминантным геном *B*, а красная — рецессивным *b*. Каким будет F_1 от скрещивания гомозиготного черного быка с красной коровой?

Схема решения задачи

Генотип:

BB — черная окраска шерсти у крупного рогатого скота;

bb — красная окраска шерсти.

Решение:

P *bb* × *BB*

Гаметы *b* *B*

F_1 *Bb*

Ответ. Первое поколение будет иметь черную окраску шерсти.

6. Плоды томата бывают круглыми и грушевидными. Ген круглой формы доминирует. Каков будет внешний вид первого и второго поколений при скрещивании растения, гомозиготного по гену, определяющему круглую форму плодов, с растением, имеющим грушевидные плоды?

7. У собак черный цвет шерсти доминирует над коричневым. Каков генотип черных и коричневых животных? Какое потомство может появиться от скрещивания черных и коричневых собак, двух черных собак? Можно ли ожидать рождение черных щенков при скрещивании коричневых собак?

§ 26. Аллельные гены. Анализирующее скрещивание

Аллельные гены — Анализирующее скрещивание — Неполное доминирование

Аллельные гены. *Гены, определяющие альтернативное развитие одного и того же признака и расположенные в идентичных участках гомологичных хромосом, называются аллельными.*

Итак, гетерозиготные особи имеют в каждой клетке два гена — *A* и *a*, отвечающих за развитие одного и того же признака. Такие парные гены называют *аллельными генами* или *аллелями*. Любой диплоидный организм, будь то растение, животное или человек, содержит в каждой клетке два аллеля любого гена. Исключение составляют половые

клетки — гаметы. В результате мейоза в каждой гамете остается один комплект гомологичных хромосом, поэтому любая гамета имеет лишь по одному аллельному гену. Аллели одного гена располагаются в одном и том же месте гомологичных хромосом. Схематически гетерозиготная особь обозначается так: $\frac{A}{a}$. Гомозиготные особи при подобном обозначении выглядят так: $\frac{A}{A}$ или $\frac{a}{a}$, но их можно записать и как AA и aa. Таким образом, каждый диплоидный организм может иметь не более двух аллелей одного гена, однако в пределах вида число аллелей может быть и существенно больше. В таких случаях говорят о *серии множественных аллелей* (о них вы узнаете из § 36).

Анализирующее скрещивание. По фенотипу особи далеко не всегда можно определить ее генотип. У самоопыляющихся растений генотип можно определить в следующем поколении. Для видов, использующих другие системы полового размножения, применяют так называемое анализирующее скрещивание. *Скрещивание гибридной особи с особью, гомозиготной по рецессивным аллелям, называется анализирующим.* При анализирующем скрещивании особь, генотип которой следует определить, скрещивают с особями, гомозиготными по рецессивному гену, т. е. имеющими генотип aa. Анализирующее скрещивание — один из основных методов, позволяющий установить генотип особи, по этой причине оно широко используется в генетике и селекции.

Рассмотрим анализирующее скрещивание на примере. Пусть особи с генотипами AA и Aa имеют одинаковый фенотип. Тогда при скрещивании с особью, рецессивной по определенному признаку и имеющей генотип aa, получаются следующие результаты:

1. P $AA \times aa$
Гаметы A a
F_1 Aa

2. P $Aa \times aa$
Гаметы $A\ a$ a
F_1 $1Aa : 1\ aa$

Из этих примеров видно, что особи, гомозиготные по доминантному гену, расщепления F_1 не дают, а гетерозиготные особи при скрещивании с гомозиготной особью дают расщепление уже в F_1.

Неполное доминирование. Далеко не всегда гетерозиготные организмы по фенотипу точно соответствуют родителю, гомозиготному по доминантному гену. Случаи, когда гетерозиготные потомки имеют промежуточный фенотип, называют *неполным доминированием* (рис. 79). Например, при скрещивании растения ночная красавица с белыми цветками (aa) с растением, у которого красные цветки (AA), все гибриды F_1 имеют розовые цветки (Aa). При скрещивании гибридов с розовой окраской цветков между собой в F_2 происходит расщепление в отношении: 1 (красный) : 2 (розовый) : 1 (белый). Неполное доминирование ни в коей степени не отменяет закон расщепления, но при неполном доминировании в потомстве гибрида (F_2) расщепление по фенотипу и генотипу совпадает, поскольку гетерозиготные особи (Aa) отличаются по внешнему виду от гомозигот (AA). Неполное доминирование или, как еще говорят, *промежуточное проявление признака* широко распространено в природе. Например, при скрещивании крупного рогатого скота красной (PP) и белой (pp) масти гибриды (Pp) имеют промежуточную чалую окраску.

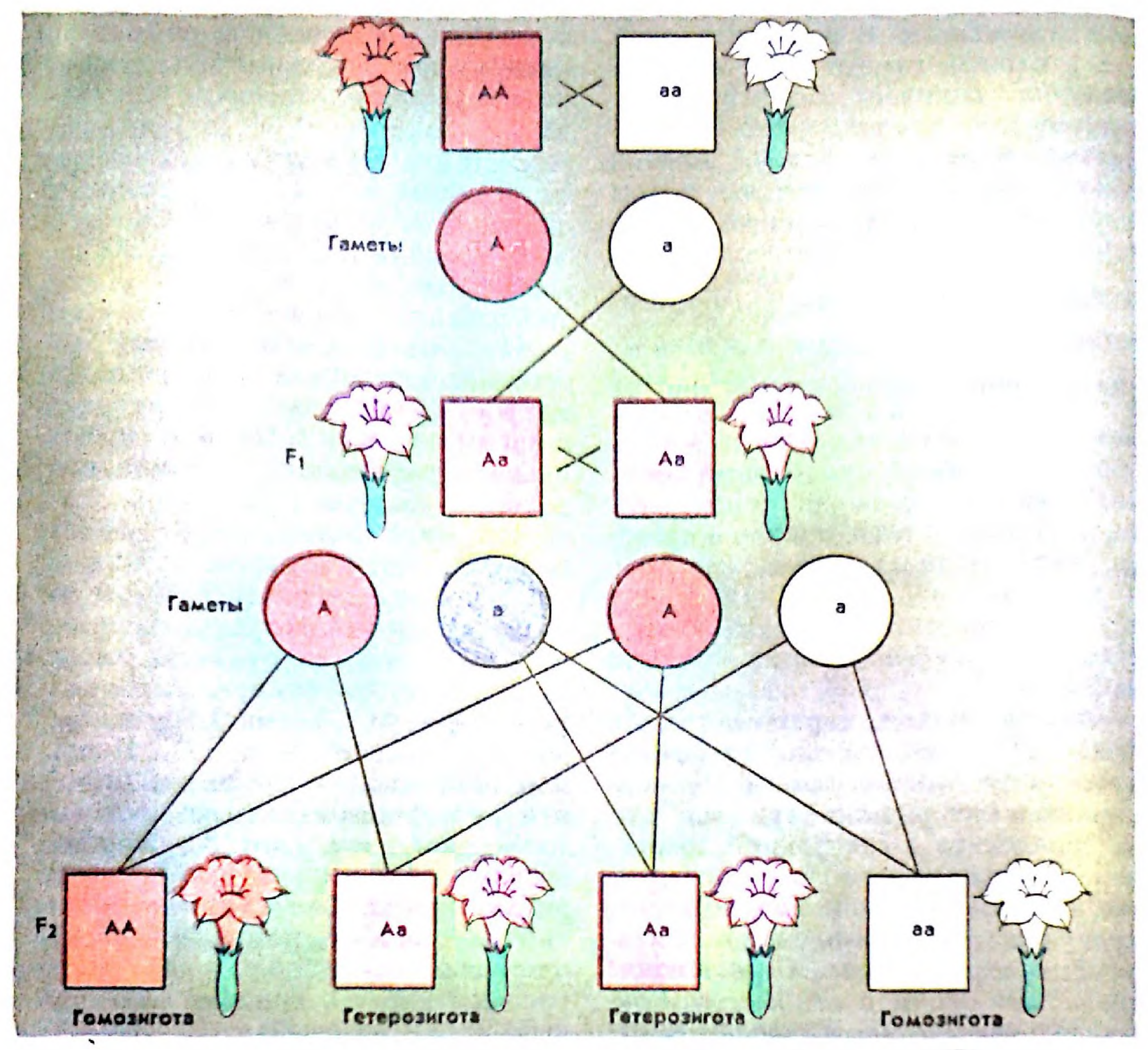


Рис. 79. Наследование окраски цветков при неполном доминировании у ночной красавицы

Причины, приводящие к доминированию одного аллеля над другим, до сих пор еще не ясны. Однако ясно, что это не только следствие свойств гена, но и результат действия внешних условий, которые могут повлиять на степень доминирования.

?

1. Какие гены можно отнести к аллельным? Как от сочетания аллелей зависит проявление признака?

2. Какое практическое значение может иметь анализирующее скрещивание и в каких областях человеческой деятельности это скрещивание эффективно применяется?

3. При скрещивании растений с белыми и розовыми цветками были получены такие же потомки примерно в равных соотношениях. Скрещивание двух растений с розовыми цветками дало в потомстве растения с белыми, розовыми и красными цветками. На основе приведенных данных выскажите и сформулируйте предположение о характере наследования окраски цветков у растений. Введите нужные генетические обозначения, обозначьте ими генотипы.

4. Предположим, что скотовод создает большое стадо шортгорского скота, скрещивая чалых быков с чалыми коровами. Какую часть стада будут составлять рыжие, белые, чалые животные? Рыжая окраска определяется геном w, белая — W, а чалая развивается у гетерозигот.

5. У овец некоторых пород среди животных с ушами нормальной длины (длинноухие) встречаются и полностью безухие. При скрещивании длинноухих между собой, а также безухих между собой получается потомство, сходное по этому признаку с родителями. Гибриды же между длинноухими и безухими имеют короткие уши. Какое потомство получится при скрещивании таких гибридов между собой и при скрещивании их с безухой особью?

§ 27. Дигибридное и полигибридное скрещивания. Второй закон Менделя

Независимое наследование. Второй закон — Дигибридное скрещивание при неполном доминировании — Полигибридное скрещивание

Установив закономерности наследования одного признака, Г. Мендель начал изучать наследование признаков, за которые отвечают две пары аллельных генов. *Скрещивание, в котором участвуют особи, отличающиеся по двум парам аллелей, называют дигибридным скрещиванием, а организмы, гетерозиготные по двум генам,— дигетерозиготными.*

Поскольку каждый организм характеризуется очень большим разнообразием признаков, а число хромосом ограничено, то каждая из них должна нести большое число генов. *Результаты дигибридного скрещивания зависят от того, лежат ли гены, определяющие рассматриваемые признаки, в одной хромосоме или в разных.*

Независимое наследование. Второй закон. Если в дигибридном скрещивании гены находятся в различных парах хромосом, то соответствующие пары признаков наследуются независимо друг от друга, т. е. аллели разных генов случайно попадают в одну или разные гаметы.

Рассмотрим опыт Менделя, в котором он изучал независимое наследование признаков у гороха. Одно из скрещиваемых растений имело гладкие желтые семена, другое — морщинистые зеленые (рис. 80). В первом поколении все гибридные растения имели гладкие желтые семена. Во втором поколении произошло расщепление: 315 семян было гладких желтых, 108 — гладких зеленых, 101 — морщинистых желтых, 32 — морщинистых зеленых. Таким образом, в F_2 обнаружены четыре фенотипа в соотношении, близком к 9 желтым гладким семенам (AB), 3 желтым морщинистым (Ab), 3 зеленым гладким (aB) и 1 зеленому морщинистому (ab). В кратком виде расщепление в F_2 можно записать так: $9AB:3Ab:3aB:1ab$.

Запишем скрещивание таким образом, чтобы было очевидно расположение генов в хромосомах.

При образовании гамет у особей F_1 возможны четыре комбинации двух пар аллелей. Механизм этого процесса показан на рисунке 81. Аллели одного гена, как вы уже знаете, всегда попадают в разные гаметы. Расхождение одной пары генов не влияет на расхождение генов другой пары.

Если в мейозе хромосома с геном

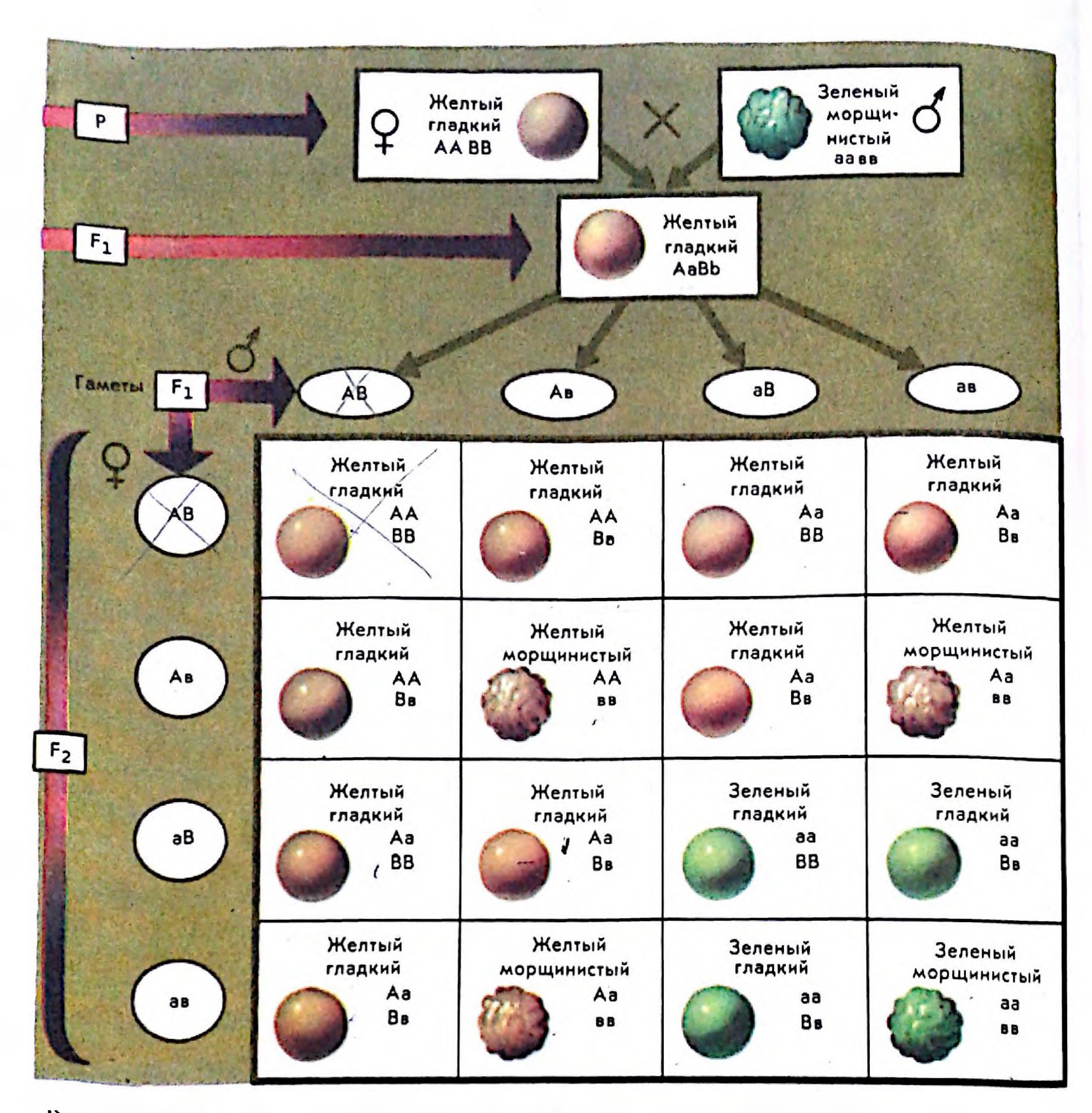


Рис. 80. Механизм наследования окраски и формы семян гороха при дигибридном скрещивании. Решетка Пеннета

A отошла к одному полюсу, то к этому полюсу, т. е. в ту же гамету, может попасть хромосома как с геном *B*, так и с геном *b*. Следовательно, с одинаковой вероятностью ген *A* может оказаться в одной гамете и с геном *B*, и с геном *b*. Оба события равновероятны. Поэтому сколько будет гамет *AB*, столько же и гамет *Ab*. Такое же рассуждение справедливо и для гена *a*, т. е. число гамет *aB* всегда равно числу гамет *ab*. В результате независимого распределения хромосом в мейозе гибрид $\frac{A}{a}\,\frac{B}{b}$ образует четыре типа гамет: *AB*, *Ab*, *aB* и *ab* в равных количествах. Это явление установил Г. Мендель. Позднее оно было

названо *законом независимого комбинирования* или *вторым законом Менделя*. Он формулируется так: *расщепление по каждой паре генов идет независимо от других пар генов.*

Решетка Пеннета. Независимое расщепление можно изобразить в виде таблицы (см. рис. 80). По имени генетика, впервые предложившего таким способом определять соотношения фенотипических классов, она названа *решеткой Пеннета*. Поскольку в дигибридном скрещивании при независимом наследовании образуются четыре типа гамет, количество типов зигот, возникающих при случайном слиянии этих гамет, равно 4·4, т. е. 16. Ровно столько клеток в решетке Пеннета. Вследствие доминирования A над a и B над b разные генотипы имеют одинаковый фенотип. Поэтому количество фенотипов равно только четырем. Например, в 9 клетках решетки Пеннета из 16 возможных сочетаний расположены комбинации, имеющие одинаковый фенотип — желтые гладкие семена. Генотипы, определяющие данный фенотип, таковы: $1AABB:2AABb:2AaBB:4AaBb$. Число различных генотипов, образующихся при дигибридном скрещивании, равно 9(1:2:2:4). Число фенотипов в F_2 при полном доминировании равно 4. При подсчете расщепления в F_2 по каждой паре признаков отдельно легко убедиться, что оно равно в обоих случаях 12:4, т. е. 3:1, как при моногибридном скрещивании. Следовательно, каждая пара признаков наследуется независимо. Значит, *дигибридное скрещивание есть два независимо идущих моногибридных скрещивания, результаты которых как бы накладываются друг на друга.*

В отличие от первого закона, который справедлив всегда, второй закон относится только к случаям независимого наследования, когда изучаемые гены расположены в разных парах гомологичных хромосом.

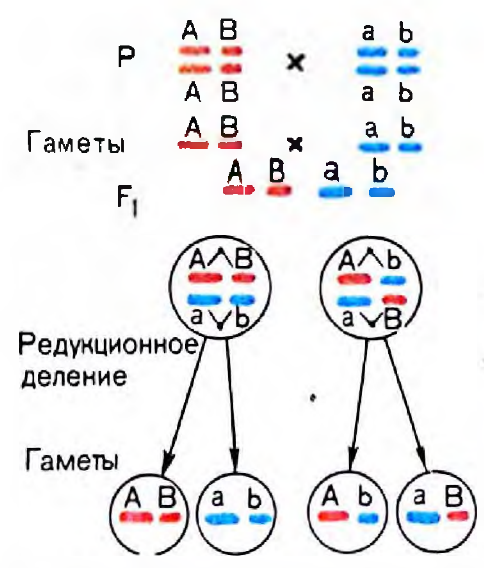


Рис. 81. Независимое расщепление каждой пары генов (цитологическое доказательство расщепления)

Дигибридное скрещивание при неполном доминировании. По аналогии с моногибридным скрещиванием ясно, что неполное доминирование по одной или двум парам аллелей может изменить классическое расщепление по фенотипу в F_2 — 9:3:3:1 таким образом, что каждому генотипу будет соответствовать определенный фенотип. По решетке Пеннета можно подсчитать, что при дигибридном скрещивании возникает 9 различных генотипов в следующих числовых отношениях: $1AABB:2AABb:2AaBB:4AaBb:1AAbb:2Aabb:1aaBb:2aaBb:1aabb$. Следовательно, при неполном доминировании по двум парам генов, участвующим в дигибридном скрещивании, следует ожидать 9 фенотипических классов в соотношении: 1:2:2:4:1:2:1:2:1. Именно такое расщепление наблюдается, например, при дигибридном скрещивании у кур, гетерозиготных по гену курчавости оперения и гену, формирующему разбрызганную окраску оперения — черные перышки на белом фоне.

Полигибридное скрещивание. Понятно, что количество пар генов, по которым могут быть гетерозиготны скрещивающиеся организмы, часто оказывается больше двух. Такое *скрещивание называют полигибридным.* Количество генотипов и фенотипов, возникающих в таких полигибридных скрещиваниях, резко возрастает, хотя закономерности, которым оно подчиняется, те же, что и в моно- и дигибридном скрещиваниях.

Отношение между числом пар аллельных генов и числом фенотипических и генотипических классов в F_2

Число пар генов	Гаметы	F_2	Число классов	
	число различных типов	число возможных комбинаций	фенотипических (при полном доминировании)	генотипических
1	2	4	2	3
2	4	16	4	9
:	:	:	:	:
.	.	.	.	.
n	2^n	4^n	2^n	3^n

Подводя итоги основным закономерностям наследования признаков, установленным Г. Менделем, можно подчеркнуть, что главное его достижение заключается в установлении *дискретности генетического материала.* Именно оно легло в основу последующего развития генетики и привело к обнаружению генов как дискретных участков молекул ДНК.

?

1. Как изменились бы результаты дигибридного скрещивания, если бы анализируемые гены оказались в гомологичных хромосомах?

2. Как изменится расщепление по фенотипу в F_2, если при дигибридном скрещивании $AAbb \times aaBB$ гамета AB окажется нежизнеспособной?

3. Сколько следует ожидать фенотипических классов при анализирующем скрещивании тригетерозиготы?

4. Можно ли подсчитать теоретическое соотношение фенотипов в F_2 при любом числе пар контрастных признаков без построения решетки Пеннета?

5. У человека глухонемота наследуется как аутосомный рецессивный признак, а подагра — доминантный признак. Оба гена лежат в разных парах хромосом. Определите вероятность рождения глухонемого ребенка с предрасположенностью к подагре у глухонемой матери, но не страдающей подагрой, и у мужчины с нормальным слухом и речью, болеющего подагрой.

§ 28. Неаллельные взаимодействия генов

Комплементарное взаимодействие генов — Эпистаз — Полимерия

Доминирование и рецессивность — типичные примеры взаимодействия аллельных генов. Однако в процессе индивидуального развития организма и неаллельные гены вступают в сложные взаимодействия между собой. Организм — не мозаика, складывающаяся из действия отдельных и независимых генов, а сложная система последовательных биохимических и морфофизиологических процессов, определяемых совокупностью генов — *генотипом.*

Понятие *наследование признака* употребляют обычно как образное выражение. В действительности наследуются не признаки, а гены. Признаки формируются в ходе индивидуального развития организма, которые обусловливаются генотипом и влиянием внешней среды.

Взаимодействие неаллельных генов описано у многих растений и животных. Оно приводит к появлению необычных соотношений потомков во втором поколении при дигибридном скрещивании: 9:7, 9:3:4, 13:3, 12:3:1, 15:1, 10:3:3. Это вовсе не означает, что классическое менделевское соотношение 9:3:3:1 неверно, напротив, генетический анализ полностью подтверждает его справедливость.

Принято различать следующие основные типы взаимодействия неаллельных генов: 1) комплементарность, 2) эпистаз, 3) полимерию.

Комплементарное взаимодействие генов. К *комплементарным*, или *дополнительно действующим, генам* относятся такие неаллельные гены, которые при совместном проявлении обусловливают развитие нового признака. На примере наследования окраски цветков у душистого горошка можно понять сущность комплементарного действия генов (рис. 82). При скрещивании двух рас этого растения с белыми цветками у гибридов F_1 цветки оказались пурпурными. При самоопылении растений из F_1 в F_2 наблюдалось расщепление растений по окраске цветков в отношении, близком к 9:7. Пурпурные цветки были обнаружены у $^9/_{16}$ растений, белые у $^7/_{16}$. Объяснение такого результата состоит в том, что каждый из доминантных генов не может вызвать появление окраски, определяемой пигментом антоцианом. Выработка этого пигмента представляет собой сложную и до сих пор не полностью исследованную цепь последовательных реакций, контролируемых несколькими неаллельными генами, и только при наличии как минимум двух неаллельных доминантных генов (A — B —) развивается пурпурная окраска. В остальных случаях (aa — и — bb) цветки у душистого горошка белые. (Знак «—» в формуле генотипа означает, что соответствующее место может занять любой аллель. Такая форма записи принята для удобства.)

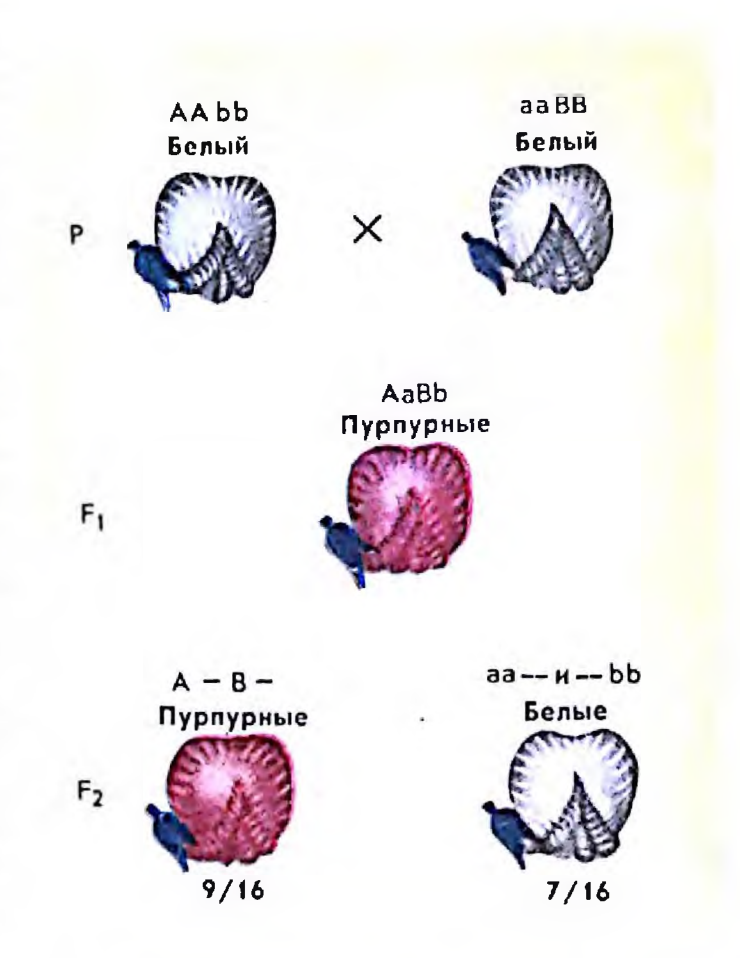


Рис. 82. Наследование окраски цветков у душистого горошка при взаимодействии двух пар генов (комплементарность)

Эпистаз. Эпистатическое взаимодействие неаллельных генов в определенном смысле противоположно комплементарному действию генов. Сущность эпистаза сводится к подавлению проявления генов одной аллельной пары генами другой. Гены, подавляющие действие других не-

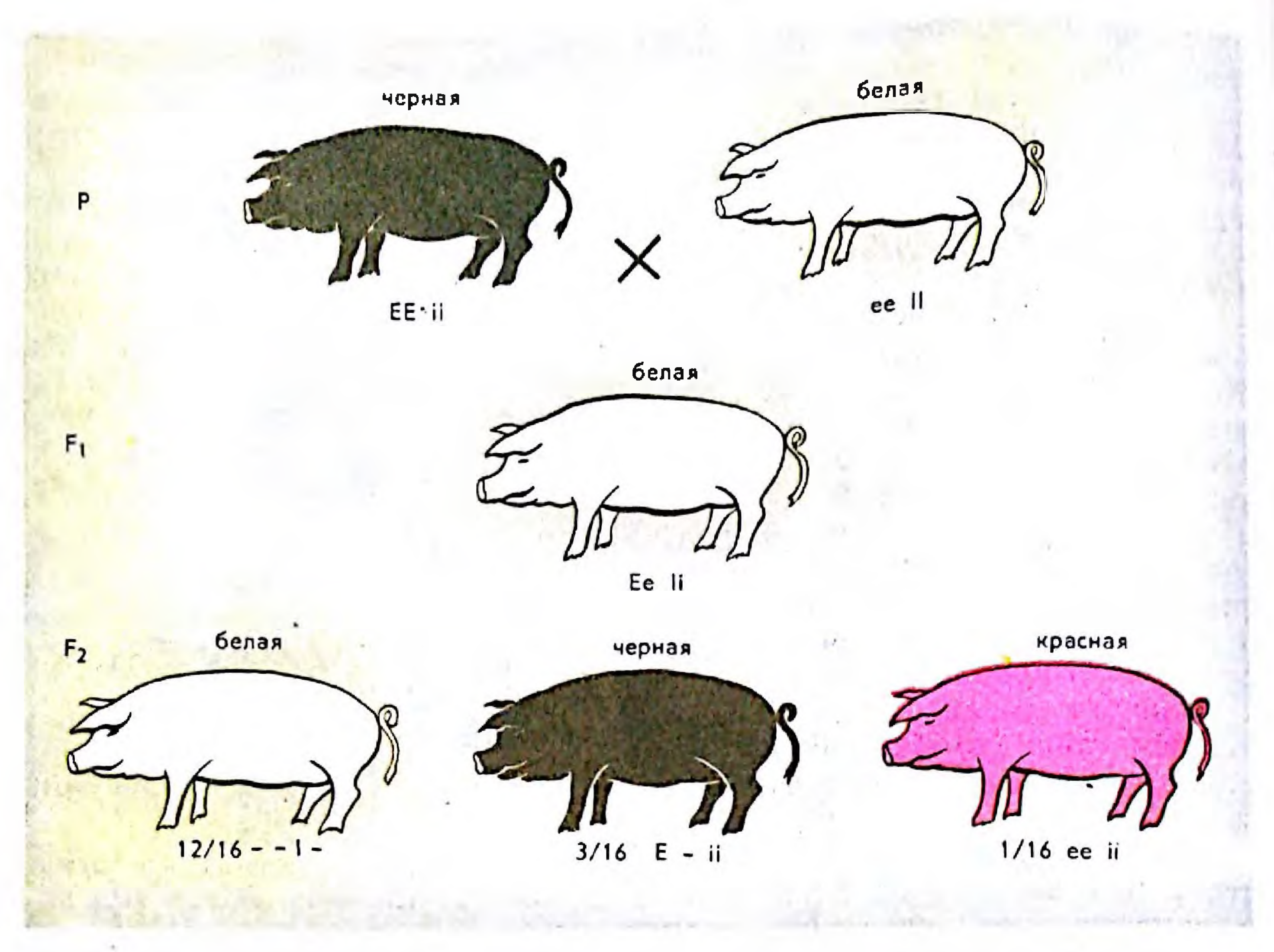


Рис. 83. Наследование окраски у свиней при взаимодействии двух пар генов (эпистаз)

аллельных генов, называются *супрессорами* или *подавителями*. Они могут быть как доминантными, так и рецессивными, например A — B — или bbA — . Наследование окраски у свиней демонстрирует доминантный эпистаз (рис. 83). При скрещивании черных и белых свиней из разных пород в F_1 появляются белые потомки. Их скрещивание между собой приводит к появлению белых ($^{12}/_{16}$), черных ($^{3}/_{16}$) и красных ($^{1}/_{16}$) поросят. Все белые поросята имеют минимум один доминантный ген-подавитель I. Черные поросята гомозиготны по рецессивному аллелю i, не препятствующему формированию окраски, и несут доминантный аллель E, детерминирующий образование черного пигмента. Красные поросята (*eeii*) лишены доминантного гена-подавителя I и доминантного гена, определяющего черную окраску.

Полимерия. В некоторых случаях установлено, что проявление конкретного признака зависит от количества доминантных генов, вносящих вклад в его развитие. Например, при скрещивании краснозерных пшениц с белозерными было установлено, что растения с генотипом $A_1A_1A_2A_2$ имеют красные зерна, растения $a_1a_1a_2a_2$ — белые зерна, растения с тремя доминантными генами — красноватую окраску, а растения с двумя и одним геном — более бледную окраску. Таким образом, накопление определенных аллелей в генотипе может вести к изменению выраженности признаков.

? 1. Как вы считаете, каковы молекулярные механизмы явления комплементарности?

2. Расшифруйте термин *полигенность признака*. Какими примерами можно проиллюстрировать это явление?

3. Попробуйте с помощью этой схемы:

субстрат → A → B →...→пуриновый пигмент
(↑ энзим, ↑ энзим)

прокомментировать пример с наследованием окраски душистого горошка при комплементарном действии генов.

4. Какую перспективу в медицине и биотехнологии может открыть поиск и изучение генов-супрессоров?

5. Как вы объясните, что изучение явления полимерии особенно важно для понимания наследования количественных признаков?

6. При скрещивании двух карликовых растений кукурузы получено потомство нормальной высоты. Во втором поколении от скрещивания растений нормальной высоты — 452; карликовых — 352. Предложите гипотезу, объясняющую эти результаты, и напишите схему скрещивания, введя соответствующие генетические символы.

7. Собаки породы кокер-спаниель при генотипе $A-B-$ имеют черную масть, при генотипе $A-bb$ — рыжую, при генотипе aaB — коричневую, при генотипе $aabb$ — светло-желтую. Черный кокер-спаниель бы скрещен со светло-желтым. Родился светло-желтый щенок. Какое соотношение по масти следует ожидать от скрещивания того же черного спаниеля с собакой одинакового с ним генотипа?

§ 29. Статистическая природа генетических закономерностей

Теория вероятностей в генетике — Источники случайных событий — Статистический характер расщепления

Теория вероятностей в генетике. Прежде чем описывать статистическую природу генетических закономерностей, необходимо сформулировать несколько простейших правил теории вероятностей.

1. Вероятность случайного события — A — $P(A)$ — есть число, заключенное между 0 и 1: $0 \leqslant P(A) \leqslant 1$.

2. Вероятность случайного события равна отношению числа случаев, благоприятствующих этому событию, и общему числу N всех случаев: $P(A) = \frac{M}{N}$. Например, при анализирующем скрещивании — $Aa \times aa$ — вероятность рождения гомозигот AA равна $P(A) = 0{,}25$, поскольку благоприятствующее событие — попадание в зиготу двух доминантных аллелей A — будет происходить в среднем в одном случае из четырех возможных.

3. Рассмотрим правило сложения вероятностей. Если событие возникает как результат двух несовместимых событий A и B, то вероятность события C равна сумме вероятностей событий A и B: $P(C) = P(A) + P(B)$. Несовместимыми событиями называются такие, совместное наступление которых в одном испытании невозможно. Например, потомок не может одновременно иметь генотип Aa и aa. В моногибридном скрещивании $AA \times Aa$ вероятность рождения AA — $P(A)$ равна 0,25 и вероятность рождения aa — $P(B)$ тоже равна 0,25. Следовательно, вероятность рождения гомозигот обоих типов равна $P(C) = 0{,}25 + 0{,}25 = 0{,}5$.

4. При описании двух независимых, полностью совместных событий A и B вероятность осуществления какого-либо одного исхода равна произведению вероятностей: $P(A \cdot B) = P(A) \times P(B)$. Вероятность

рождения потомка с генотипом $AaBb$ равна $P(A \cdot B) = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = 0{,}25$, поскольку вероятность рождения гетерозигот по гену A и по гену B равна $\frac{1}{2}$.

Источники случайных событий. В чем заключаются источники случайности в генетических процессах? Их несколько. Рассмотрев первый закон Менделя, можно прийти к выводу, что главный источник состоит в *случайном сочетании аллелей* при слиянии мужской и женской гамет (образование зиготы). Этот процесс можно смоделировать в эксперименте. Перед учеником стоят две коробки с большим количеством шаров. В каждой из них 50% черных и 50% белых шаров. Ученик, не глядя в коробки, одновременно извлекает два шара — один из левой, другой из правой коробки и кладет их попарно в ячейки перед собой. После того как все ячейки заполнятся, можно убедиться, что примерно четверть ячеек состоит только из белых шаров, четверть из черных и половина из черных и белых одновременно. Используя изложенные выше правила теории вероятностей, можно получить именно такие числовые отношения. Совпадение соотношений пар шаров разного цвета с расщеплением в F_2 от моногибридного скрещивания $^1/_4$:$^2/_4$:$^1/_4$ закономерно, поскольку по своей сути модельный эксперимент и процесс образования зигот подобны. Таким образом, *случайное комбинирование пар при их объединении в зиготу является основой для одной из наиболее общих биологических закономерностей.* К таким же выводам можно прийти при анализе второго закона Менделя, в котором главный источник случайности состоит в независимом поведении каждой пары аллельных генов.

Статистический характер расщепления. Пусть в скрещивании $Aa \times Aa$ получено только четыре потомка. Можно ли точно предсказать генотип каждого из них? Неверно, что соотношение непременно будет равно $1AA{:}2Aa{:}1aa$. Может случиться, что все четыре потомка будут иметь генотип AA и Aa. Возможно и любое другое соотношение, например три особи с генотипом Aa и одна — aa. Значит ли это, что закон расщепления в данном случае нарушается? Нет, закон расщепления не может быть поколеблен результатами скрещиваний, в которых обнаружено отклонение от ожидаемого соотношения, в нашем случае 1:2:1. Причина данного явления состоит в том, что законы генетики носят *статистический характер,* что не отрицает их биологической сущности. Это означает, однако, что *соотношение фенотипов потомков, ожидаемых в любом скрещивании, будет выполняться тем точнее, чем больше потомков.*

В опыте по скрещиванию сортов гороха с желтыми и зелеными семенами Г. Мендель получил в F_2 большое количество семян, и поэтому расщепление оказалось 3,01:1, т. е. близко к теоретически ожидаемому. Таким образом, для того чтобы в каком-либо скрещивании получить расщепление, близкое к теоретически ожидаемому, необходимо иметь выборку потомков достаточно большого объема. Существуют различные математические методы для того, чтобы оценить, значимо ли отклонение, наблюдающееся в данной выборке, от теоретически ожидаемого.

Когда Г. Мендель ставил опыты и закладывал фундамент законов наследственности, еще ничего не было известно ни о хромосомах и генах, ни о митозе и мейозе,

истинный смысл оплодотворения тоже оставался не вполне ясным. Несмотря на это Г. Мендель, точно учтя и обдумав результаты расщеплений, постиг глубину взаимоотношений случайного и закономерного, смог ясно сформулировать свои наблюдения и выводы с помощью той буквенной символики, которой мы пользуемся до сих пор.

Отклонения от типичных расщеплений. Многочисленные генетические опыты, проведенные после переоткрытия законов Менделя, привели не только к их подтверждению, но и к установлению в ряде случаев существенных отклонений от классических схем расщепления признаков в потомстве, которые не были вызваны случайными причинами. К их числу следует прежде всего отнести нарушения в протекании мейотического процесса и образование неравного количества одинаково жизнеспособных гамет, зигот или эмбрионов. Например, у самцов мышей в природе достаточно часто встречается хромосома, несущая t аллель. Гетерозиготные самцы $\frac{t}{+}$ способны передавать 80—90% своих потомков именно аллель t:

$$P \male \frac{t}{+} \times \female \frac{+}{+}$$

$$F_1 80\% \frac{t}{+} : 20\% \frac{+}{+}$$

Исследования показали, что причина такого резко отличающегося от ожидаемого (1:1) расщепления состоит в низкой оплодотворяющей способности гамет, несущих нормальный аллель у гетерозигот.

Другой пример. При скрещивании гетерозиготных лисиц с платиновой окраской (рис. 84) в потомстве наблюдается расщепление: 2 платиновые: 1 серебристо-черная. Изуче-



Рис. 84. Лисица платиновой окраски (гетерозиготная самка W^pW)

ние этого и других подобных случаев показало, что гомозиготные по гену платиновой окраски эмбрионы гибнут задолго до рождения. По этой причине отношение 1:2:1 превращается в отношение 2:1. Другой распространенной причиной отклонений от типичных численных отношений при расщеплении является неполное проявление генов. Оно может быть как следствием влияния других генов, так и результатом воздействия определенных условий среды на ход индивидуального развития. В качестве примера можно привести рецессивный ген, вызывающий в гомозиготном состоянии у плодовой мушки-дрозофилы безглазие. В проявлении признака наблюдается сильная изменчивость: от почти полного безглазия до нормы в зависимости от генотипа. По этой причине невозможно провести точное определение генотипов животных по их фенотипам, и менделевские соотношения существенно искажаются. Такие отклонения не отрицают основных генетических закономерностей.

?

1. Какие источники случайных событий в генетических процессах вы можете назвать?

2. Чем вы можете объяснить, что реальное расщепление по фенотипу тем ближе к ожидаемому, чем большее число потомков получено при скрещивании?

3. Какие механизмы могут вызвать существенные отклонения от ожидаемого расщепления?

§ 30. Сцепленное наследование генов

Группы сцепления — Сцепленное наследование и явление перекреста

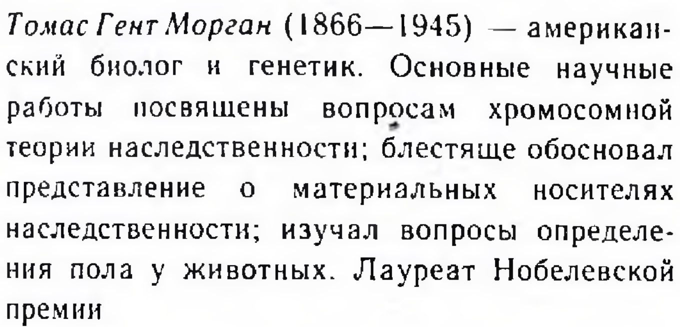
Группы сцепления. Число генов у каждого организма, как мы уже отмечали, гораздо больше числа хромосом. Следовательно, в одной хромосоме расположено множество генов. Как наследуются гены, расположенные в одной паре гомологичных хромосом?

Большую работу по изучению наследования неаллельных генов, расположенных в паре гомологичных хромосом, и созданию хромосомной теории наследственности осуществили американский ученый Т. Морган и его ученики А. Стертевант, К. Бриджес и Г. Мёллер. Ученые установили, что гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются *совместно*, или *сцепленно*. Группы генов, расположенные в одной хромосоме, называют *группами сцепления*. Число групп сцепления равно числу пар хромосом, т. е. гаплоидному числу хромосом. У человека 23 пары хромосом и 23 группы сцепления, у гороха 7 пар хромосом и 7 групп сцепления и т. д.

Сцепленное наследование и явление перекреста. Рассмотрим, какие типы гамет будет производить особь, два гена которой находятся в одной хромосоме: $\frac{AБ}{ab}$. Особь с таким генотипом производит два типа гамет: *AB* и *ab* в равных количествах, которые повторяют комбинацию генов в хромосоме родителя. Было установлено, однако, что кроме таких «обычных» гамет возникают и другие, с новыми комбинациями генов — *Ab* и *aB*, отличающимися от родительских. Причина возникновения гамет с новым порядком генов заключается в перекресте гомологичных хромосом.

Гомологичные хромосомы в процессе мейоза перекрещиваются и об-





Томас Гент Морган (1866—1945) — американский биолог и генетик. Основные научные работы посвящены вопросам хромосомной теории наследственности; блестяще обосновал представление о материальных носителях наследственности; изучал вопросы определения пола у животных. Лауреат Нобелевской премии



Герман Джозеф Мёллер (1890—1967) — американский генетик. Впервые экспериментально доказал на примере дрозофилы возможность искусственного вызывания мутаций под воздействием ионизирующих излучений. Участвовал в разработке хромосомной теории наследственности

мениваются участками. В результате этого возникают качественно новые хромосомы. Дрозофила — первый генетический объект, для которого было установлено явление *перекреста*, или *кроссинговера*, и были определены все группы сцепления. На рисунке 85 показана схема одного из опытов Т. Моргана. Дигетерозиготная $(\frac{b^{+}\ vg}{b\ vg^{+}})$ самка, имеющая нормальный (дикий) фенотип, производит четыре типа гамет: два родительских и два новых, так называемых *кроссоверных гамет*, возникающих благодаря кроссинговеру. После оплодотворения кроссоверных женских гамет спермиями гомозиготного черного самца с рудиментарными крыльями возникает потомство с новой комбинацией признаков, не встречавшейся в двух предшествовавших поколениях. Результаты данного и других многочисленных опытов указывают, что гены, расположенные в одной хромосоме, действительно сцеплены и лишь с определенной частотой разъединяются вследствие кроссинговера. Частота перекреста между двумя сцепленными генами в одних случаях может быть большей, в других — меньшей. Это зависит от расстояния между генами в хромосоме. *Частота (процент) перекреста между двумя неаллельными генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними.* Чем ближе расположены гены в хромосоме, тем теснее сцепление между ними и тем реже они разделяются при перекресте. И наоборот, чем дальше гены отстоят друг от друга, тем слабее сцепление между ними

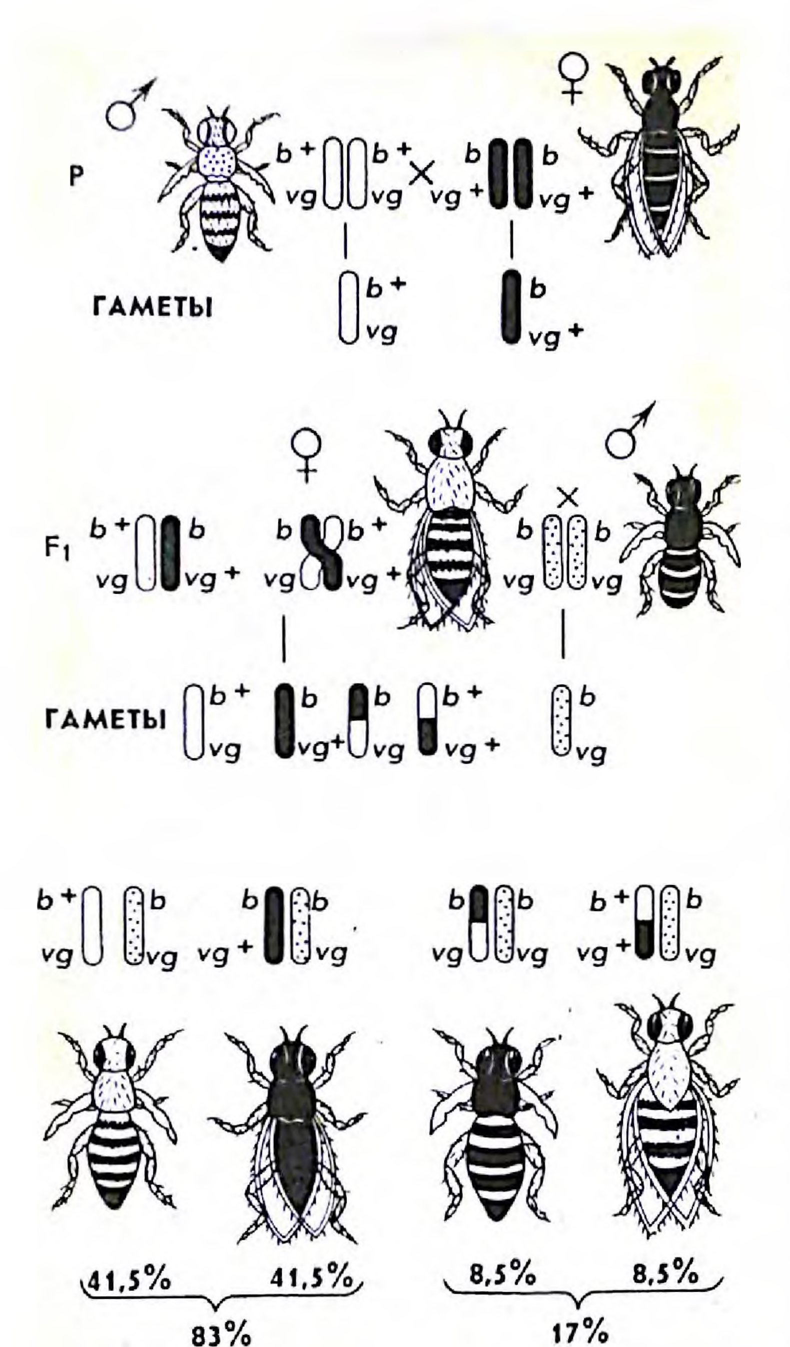


Рис. 85. Наследование сцепленных генов и перекрест у дрозофилы:

vg^+ — нормальные крылья; vg — зачаточные крылья (vestigial); b — темная окраска (black); b^+ — серая окраска тела

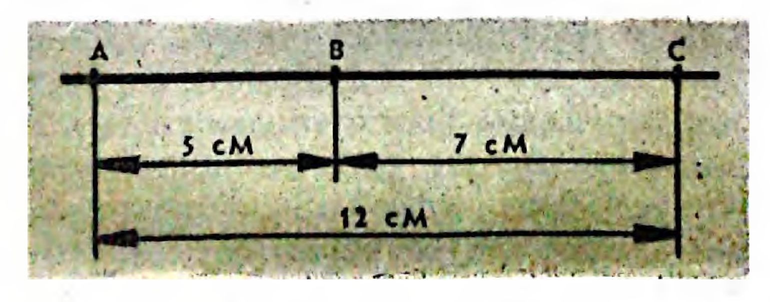


Рис. 86. Расстояние между генами на генетической карте

и тем чаще осуществляется перекрест.

Рассмотрим три гена *А*, *В* и *С*, которые наследуются сцепленно, т. е. находятся в одной группе сцепления. В дигибридном скрещивании установлены частоты кроссинговера между ними: *А* — *В* — 5%, *А* — *С* — 12%, *В* — *С* — 7%. Каков вероятный порядок расположения генов? Он может быть таков: $\overset{5\%\ \ 7\%}{\underset{12\%}{\text{A—B—C}}}$. Многочисленные данные, полученные на хорошо исследованных генетических объектах, подтверждают справедливость приведенного примера, с одной лишь оговоркой. Расстояние *А* — *С* равно сумме расстояний *А* — *В*, *В* — *С* в случае близко расположенных генов. При увеличении расстояния наблюдаются отклонения. Следовательно, сцепленные гены расположены в линейном порядке в хромосоме и частота перекреста между ними прямо пропорциональна расстоянию (рис. 86). Таким образом, о расстоянии между генами в хромосоме судят по частоте перекреста. Один процент перекреста получил название *сантиморган* (сМ) и принят за единицу измерения генетического расстояния между генами на хромосоме.

?

1. Какое соответствие наблюдается между числом групп сцепления и числом пар хромосом?

2. Как вы сможете обосновать явление совместной передачи генов из одной группы сцепления?

3. Какое отношение имеет частота кроссинговера к расстоянию между генами?

4. У томатов высокий стебель доминирует над карликовым, а круглая форма плодов над грушевидной. Гены, определяющие высоту стебля и форму плодов, находятся в одной хромосоме, а частота перекреста между ними составляет 10%. Скрещено гетерозиготное по

обоим признакам растение с карликовым, имеющим грушевидные плоды. Это растение получено от скрещивания гомозиготного высокого растения с круглыми плодами и карликового растения с грушевидными плодами. Какое потомство следует ожидать в этом скрещивании?

5. Если допустить, что гены *A* и *B* сцеплены и перекрест между ними составляет 20%, то какие гаметы и в каком количественном соотношении будет образовывать гетерозигота?

6. Гладкая форма семян кукурузы доминирует над морщинистой, окрашенные семена доминируют над неокрашенными. Гены, детерминирующие (определяющие) соответствующие признаки, сцеплены. При скрещивании кукурузы с гладкими окрашенными семенами с растениями, имеющими морщинистые неокрашенные семена, получено потомство: окрашенных гладких 4152, окрашенных морщинистых 149, неокрашенных гладких 152, неокрашенных морщинистых 4163. Определите расстояние между генами.

§ 31. Генетические карты

Построение карт — Генные и цитологические карты — Новые методы построения карт — Использование генетических карт

Сцепление генов, локализованных в одной хромосоме, не бывает абсолютным. Перекрест, происходящий между гомологичными хромосомами, постоянно осуществляет перетасовку — рекомбинацию генов. Т. Морган и его сотрудники показали, что, изучив явление сцепления и перекреста, можно не только установить группу сцепления генов, но и построить генетические карты с нанесенным на них порядком расположения генов. *Генетической картой хромосомы называют схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления.*

Построение карт. Определение групп сцепления и определение расстояний между генами решает только часть проблем построения генетических карт, поскольку необходимо еще установить соответствие изучаемой группы сцепления определенной хромосоме. Дело в том, что определение группы сцепления осуществляется *гибридологическим методом*, т. е. путем изучения результатов скрещиваний, а исследование хромосом — *цитологическим методом*, т. е. путем анализа препаратов под микроскопом.

Решение вопроса о соответствии данной группы сцепления конкретной хромосоме состоит в использовании хромосомы с измененной структурой. Благодаря этому возникает возможность сделать одну из гомологичных хромосом структурно отличающейся от другой. Далее, необходимо выполнить обычный анализ дигибридного скрещивания, в котором один исследуемый признак — хромосома с измененной структурой, а другой — любой иной признак, например цвет, форма. В том случае, если наблюдается сцепленное наследование этих двух признаков, следует вывод об установлении связи конкретной хромосомы с определенной группой сцепления. Карты, построенные по этому принципу, созданы для многих генетически хорошо изученных организмов: кукурузы, мыши, дрожжей, гороха, пшеницы, томата (рис. 87), плодовой мушки дрозофилы.

Генетические и цитологические карты. Сравнение генетических карт,

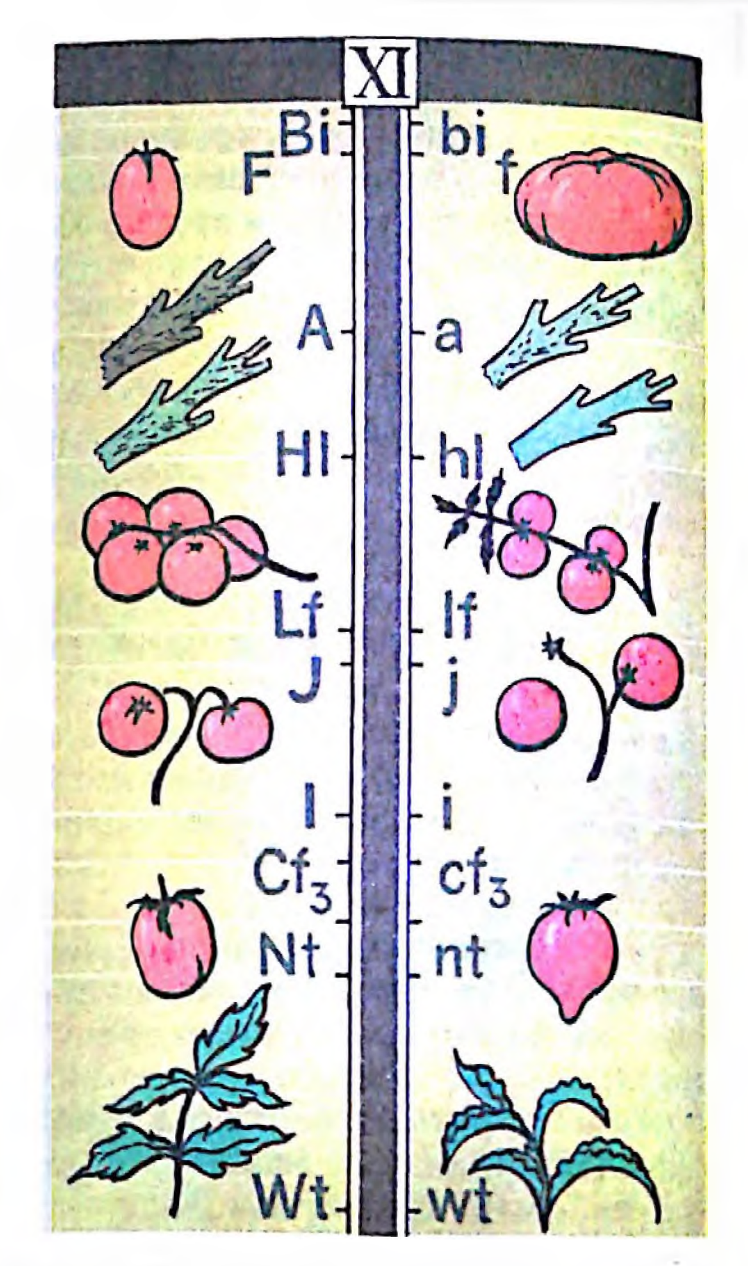


Рис. 87. Генетические карты двух хромосом томата (примеры некоторых генов):

II хромосома: D — растения нормальной высоты; d — карлик; O — круглый плод; o — овальный; Ne — нормальные листья; ne — пораженные болезнью; Bk — круглый плод; bk — плод с заостренным концом. XI хромосома: F — гладкий плод; f — ребристый плод; Lf — соцветие необлиственное; lf — соцветие облиственное

полученных при изучении кроссинговера между генами, и цитологических карт, представляющих хромосому как физическое тело, показывает достаточно удовлетворительное соответствие (рис. 88). Порядок генов идентичен. Гены, удаленные друг от друга на генетической карте, действительно располагаются на хромосоме на значительном расстоянии. Близко расположенные на генетической карте гены соседствуют и на цитологической. В то же время заметно отсутствие полной пропорциональности: вблизи центромеры на генетической карте гены расположены существен-

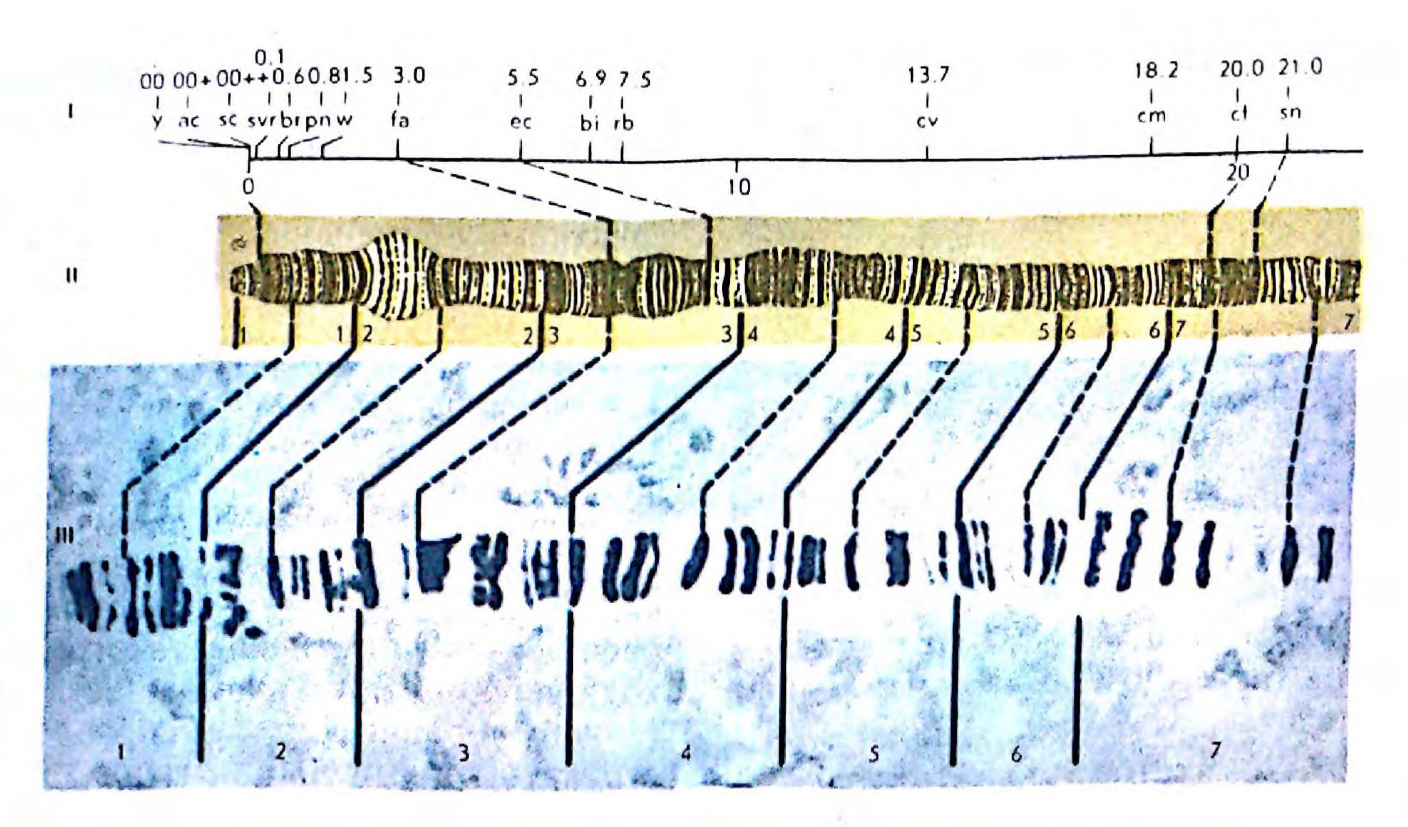


Рис. 88. Сравнение генетической и цитологической карт Х-хромосомы дрозофилы:
I — генетическая карта, II — цитологическая карта, III — фрагмент Х-хромосомы

но плотнее. Это связано с пониженной частотой кроссинговера в районе центромеры. Таким образом, генетические карты точно указывают на реальный порядок генов и дают приближенное отображение физических расстояний между генами в хромосоме.

Новые методы построения карт. Построение генетических карт классическим способом — длительный и трудоемкий процесс, осуществимый далеко не на всех объектах. В 70-х годах были развиты новые дополнительные методы картирования генов, позволяющие обойтись без гибридологического анализа. Один из них основан на *искусственном слиянии (гибридизации) в лабораторных условиях клеток, принадлежащих разным видам*, например человеку и хомячку. Получающиеся в результате слияния гибридные клетки в процессе дальнейшего размножения в условиях клеточных культур, как правило, утрачивают одну или несколько хромосом изучаемого вида. После тщательного анализа большого количества клеточных клонов (потомков единственной клетки) отбирают 20—30 клонов, отличающихся по набору хромосом изучаемого вида. Наиболее удобными, а иногда и единственно возможными признаками, использующимися при построении генетических карт таким методом, являются структурные белки и ферменты. Существо метода состоит в изучении наличия или отсутствия данного белка или фермента в зависимости от конкретной хромосомы. В том случае, если во всех клонах, лишенных данной хромосомы, отсутствует изучаемый белок, а во всех клонах, ее имеющих, он присутствует, делается вывод о сцеплении изучаемого признака с конкретной хромосомой. Использование этого метода позволило за короткий срок создать или существенно расширить генетические карты человека, сельскохозяйственных и лабораторных животных.

Прогресс в молекулярной генетике позволил создать еще один метод генетического картирования. ДНК изучаемого гена выделяется с использованием методов генной инженерии. На препараты митотических хромосом наносится раствор, содержащий меченые последовательности ДНК данного гена. Метка

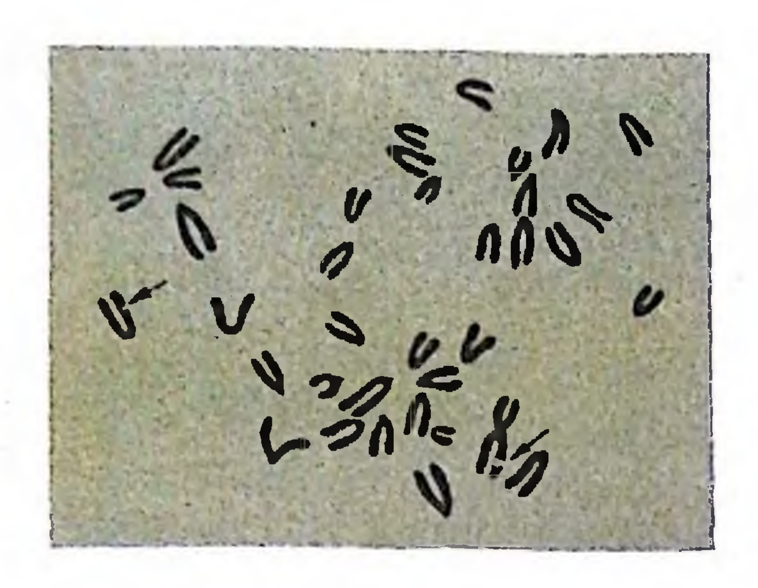


Рис. 89. Картирование генов путем гибридизации фрагментов ДНК на митотических хромосомах

может быть либо радиоактивной, либо флуоресцирующей. Вследствие комплементарности молекул ДНК фрагмент, содержащий последовательность изучаемого гена, с высокой вероятностью «садится» на свое место, т. е. именно на то место определенной хромосомы, где он находится (рис. 89). У человека и других видов уже многие десятки генов картированы подобным образом.

Как было отмечено ранее (§ 7), успехи в изучении последовательностей ДНК создали принципиально новую возможность создания карты какого-либо участка или целой хромосомы. Можно с уверенностью ожидать в недалеком будущем появление молекулярно-генетических карт, которые будут нести не только исчерпывающую информацию о расположении генов в хромосоме, но и полную информацию об их нуклеотидных последовательностях.

Использование генетических карт. Построение детальных генетических карт демонстрирует высокую степень биологической изученности объекта и представляет большой интерес для фундаментальной науки. Работы в различных областях экспериментальной биологии, не говоря уже о генетике, получают импульс к развитию, если для данного объекта построены генетические карты.

Существуют также серьезные перспективы применения генетических карт в практике. Генетические карты человека могут оказаться очень полезными в развитии медицины и здравоохранения. Уже в настоящее время знания о локализации гена на определенной хромосоме используются при диагностике ряда тяжелых наследственных заболеваний человека. В будущем не только резко расширится применение такого подхода, но и появятся возможности для генной терапии, т. е. исправления структуры или функции генов.

Селекция животных и растений — другое важное направление, в котором уже используются генетические карты. В микробиологии применение генетических карт также очень важно. Микробиологическая промышленность не только ближайшего будущего, но и современная уже немыслимы без детального знания генетических карт. Создание штаммов микроорганизмов, способных синтезировать необходимые для фармакологии и сельского хозяйства белки, гормоны и другие сложные органические соединения, возможно только на основе генно-инженерных методов, т. е. базируется на знании генетических карт соответствующих микроорганизмов. В будущем построение генетических карт существенно увеличится.

Основные положения хромосомной теории наследственности. Итак, мы рассмотрели явление сцепленного наследования генов, кроссинговера, линейного расположения генов в хромосомах и сравнили генетические и цитологические карты. Это позволяет сформулировать основные положения хромосомной теории наследственности:

— каждый ген имеет определенное место (локус) в хромосоме;

— гены расположены в хромосоме в определенной линейной последовательности;

— частота кроссинговера между генами пропорциональна расстоянию между ними.

Развитие генетики опирается на хромосомную теорию, и последующие достижения генетики развивают ее. Выдающаяся заслуга в создании хромосомной теории наследственности принадлежит Т. Моргану и его сотрудникам К. Бриджесу, А. Стертевангу и Г. Мёллеру.

? 1. Как следует строить работу при составлении генетической карты?

2. Покажите сходство и отличия генетической и цитологической карт.

3. Какие положения хромосомной теории наследственности помогли обнаружить и подтвердить генетические и цитологические карты?

4. Что дают для практической деятельности человека изучение и составление генетических и цитологических карт?

33772.

§ 32. Генетика определения пола

Варианты определения пола — Хромосомное определение пола

Варианты определения пола. Несмотря на многочисленные попытки, не удавалось объяснить, почему у раздельнополых видов численность мужских и женских особей, как правило, приблизительно одинакова и каким образом одна и та же пара родителей дает потомков разного пола. Принципиально эту проблему решил Т. Морган и его сотрудники. Вместе с другими исследованиями их наблюдения легли в основу *хромосомной теории наследственности.*

Прежде чем приступить к описанию хромосомных механизмов определения пола, необходимо отметить, что существуют иные способы определения пола. Условно все их многообразие можно разделить на три основных варианта: вне связи с оплодотворением, до оплодотворения и после оплодотворения.

У ряда многоклеточных животных определение пола происходит до начала дробления, вне связи с оплодотворением. Примером могут послужить дафнии — мелкие ракообразные. Партеногенетически размножающиеся самки дафний в нормальных условиях производят, как правило, себе подобных потомков женского пола. При ухудшении условий существования из обычных партеногенетических яиц могут развиваться не только самки, но и самцы. Это результат материнского влияния, имевшего место еще до начала дробления и, естественно, вне всякой связи с оплодотворением, поскольку развитие в обоих случаях происходит из диплоидных яиц, не претерпевших мейотического деления. При неблагоприятных условиях самки производят гаплоидные яйца, претерпевшие мейотическое деление. После оплодотворения они превращаются в зимние диплоидные яйца, из которых при наступлении благоприятных условий снова развиваются партеногенетические самки (рис. 90).

У некоторых организмов определение пола происходит после оплодотворения в зависимости от влияния окружающей среды. Однако при наиболее распространенном варианте

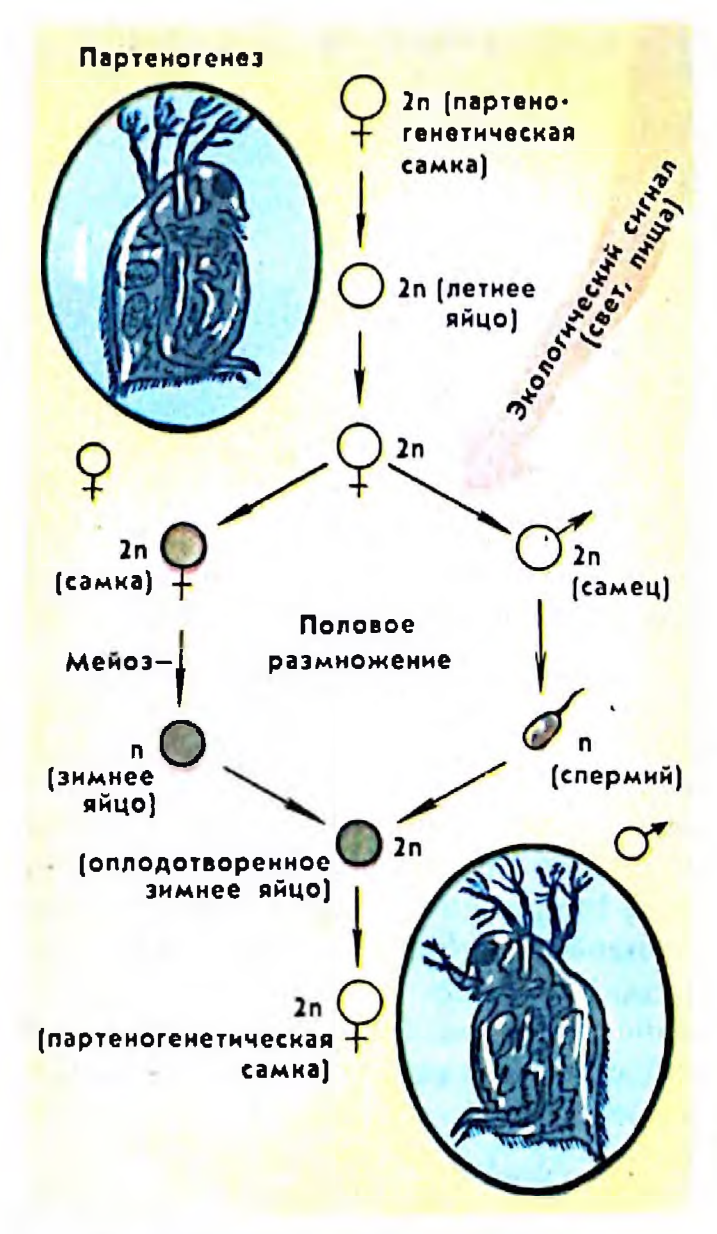


Рис. 90. Жизненный цикл дафний

определения пола у раздельнополых видов вопрос пола будущего потомка решается в момент оплодотворения и зависит от набора хромосом. Это так называемое *хромосомное определение пола*.

Хромосомное определение пола. У многих организмов соотношение между особями мужского и женского пола при изучении большого числа новорожденных особей всегда примерно равно, т. е. расщепление по признаку пола происходит в отношении 1:1.

От чего же зависит рождение мужских и женских особей? У дрозофилы, на которой проведено множество генетических исследований, пол определяется следующим образом. В соматических клетках дрозофилы четыре пары хромосом. В число их входят три пары аутосом, т. е. хромосом, одинаковых у самца и самки, и одна пара хромосом, различных у особей мужского и женского пола. Эти хромосомы, как было установлено, отвечают за наследование пола и поэтому названы *половыми хромосомами*.

В клетках самок мух дрозофил имеются две одинаковые половые хромосомы, которые обозначают как *X*-хромосомы. Следовательно, в диплоидных соматических клетках самки набор половых хромосом *XX*. У самцов половые хромосомы отличаются от половых хромосом самок. В соматических клетках самца мухи дрозофилы имеется одна *X*-хромосома и одна *Y*-хромосома. Поэтому набор половых хромосом самца обозначается *XY*. Следовательно, яйцеклетки организмов все одинаковы по хромосомному набору, так как в каждой из них имеется по одному набору аутосом и одна *X*-хромосома. Все сперматозоиды также имеют по одному набору аутосом и одну половую хромосому, но половина сперматозоидов имеет *X*-хромосому, а другая половина — *Y*-хромосому. *X*-хромосома и *Y*-хромосома резко отличаются по строению и набору генов, который в них содержится (рис. 91).

Поскольку гаметы с *X*- и *Y*-хромосомами в результате мейоза образуются у самцов в равных количествах, то ожидаемое отношение полов составляет 1:1, что и совпадает с фактически наблюдаемым. Такой способ определения полов присущ всем млекопитающим, в том числе и человеку. Однако существуют и некоторые отличия.

У животных благодаря неправильному расхождению хромосом с определенной частотой возникают гаметы, лишенные половой хромосомы. При их слиянии с нормальными гаметами возникают зиготы с одной половой хромосомой. У дрозофилы особь с генотипом *X*0, т. е. с одной *X*-хромосомой и стандартным набором из шести аутосом, будет мужского пола. У человека и мыши генотип *X*0 соответствует женскому полу. Причина этих различий сложная. Однако следует отметить, что у дрозофилы пол особи сильно зависит от соотношения числа *X*-хромосом и аутосом, а у млекопитающих от наличия *Y*-хромосомы. У дрозофилы и млекопитающих женский пол *гомогаметный,* ибо самки производят гаметы, одинаковые в отношении *X*-хромосом, а мужской — *гетерогаметный,* так как самцы производят два типа гамет — с *X*- и *Y*-хромосомами.

Иногда встречается и обратное положение. У птиц и некоторых насекомых, например у бабочек, гомогаметным является мужской пол (*ZZ*), а женские особи гетерогаметны (*ZW*). Кроме тех механизмов, которые указаны выше, существует большое разнообразие иных способов определения пола.

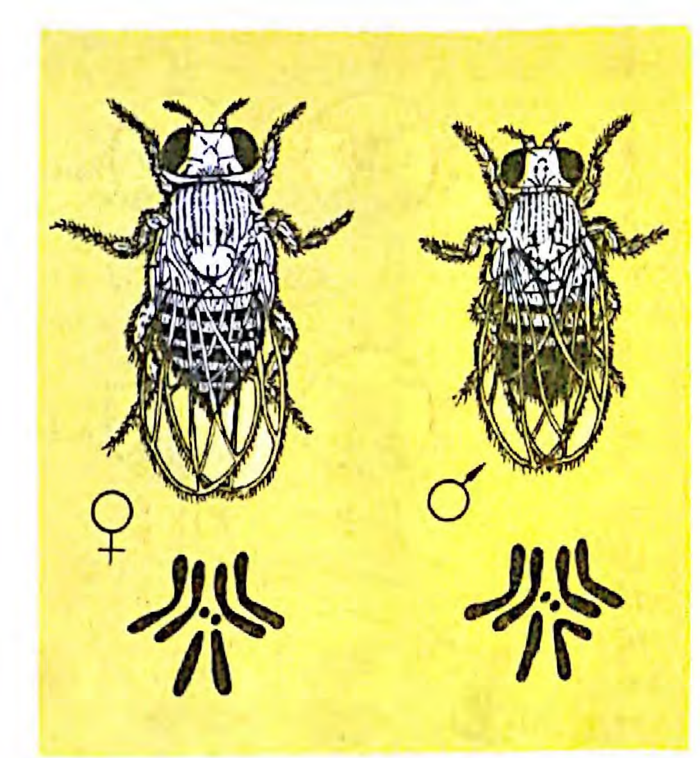


Рис. 91. Хромосомные наборы (2n) самки и самца дрозофилы

?

1. Почему рождается примерно одинаковое количество особей мужского и женского пола?

2. Какие типы определения пола вы сможете назвать?

3. Как генетически определяется пол у человека?

4. Объясните цитологический механизм расщепления по полу.

5. Какое практическое значение может иметь искусственное изменение соотношения полов в потомстве?

§ 33. Сцепленное с полом наследование

Наследование, сцепленное с полом — Наследование, ограниченное полом — Генетические методы раннего определения пола

Наследование, сцепленное с полом. В том случае, когда гены, ответственные за формирование признака, расположены в аутосомах, наследование осуществляется независимо от того, какой из родителей (мать или отец) является носителем изучаемого признака.

Однако ситуация резко изменяется, когда признаки определяются генами, лежащими в половых хромосомах (рис. 92).

Рассмотрим еще пример: наследование черепаховой окраски у кошек. Черепаховая окраска, т. е. чередование черных и желтых пятен, встречается только у кошек (рис. 93). Котов

Рис. 92. Схема сцепленного с полом наследования у дрозофилы.

Слева — скрещивали белоглазую самку (w) с красноглазым самцом (W). В F_1 все самки красноглазые, а все самцы белоглазые; в F_2 отмечается соотношение 1w (белоглазая самка):1W (красноглазый самец). Y-хромосома (загнутая) не имеет генов, определяющих окраску. *Справа* — скрещивание красноглазой самки с белоглазым самцом (w). При таком скрещивании в F_1 все потомки красноглазые; в F_2 все самки красноглазые, а среди самцов половина красноглазых и половина белоглазых



Рис. 93. Черепаховая окраска кошки

с черепаховой окраской не бывает. Этот факт не могли объяснить, пока не стало известно, что наследование данного признака сцеплено с полом.

Черная окраска кошек определяется геном *B*, рыжая — геном *b*. Эти гены расположены в *X*-хромосоме. В *Y*-хромосоме они отсутствуют.

Обозначим *X*-хромосому, несущую аллель *B*,— X^B и *X*-хромосому с аллелем *b* — X^b. Следовательно, возможны такие комбинации:

X^BX^B — черная кошка

X^bX^b — рыжая кошка

X^BX^b — черепаховая кошка

X^BY — черный кот
X^bY — рыжий кот

Так как мужская особь имеет только одну X-хромосому, то кот может быть или черным, или рыжим, но не может иметь черепаховую окраску, потому что для ее развития необходимо одновременное присутствие генов B и b.

Признаки, сцепленные с полом, известны и у человека. К ним относится, например, очень тяжелое наследственное заболевание гемофилия, при котором кровь теряет способность свертываться. У гемофиликов даже небольшие царпины и ссадины вызывают тяжелые кровотечения. Это заболевание встречается, за редчайшими исключениями, только у мужчин. Было установлено, что гемофилия обусловлена рецессивным геном, поэтому гетерозиготные по данному гену женщины обладают обычной свертываемостью крови. Рассмотрим, какое потомство может появиться у женщины — носительницы гена гемофилии, вступающей в брак с нормальным по этому признаку мужчиной.

Ген, обусловливающий нормальную свертываемость крови, обозначен H, а ген, при котором кровь теряет способность свертываться, h. Учитывая, что в генотипе женщины присутствуют две X-хромосомы, а у мужчины — одна X-хромосома и одна Y-хромосома, запишем схему наследования гемофилии:

P	♀ X^HX^h носительница гена гемофилии	×	♂ X^HY здоровый мужчина	
Гаметы	X^H; X^h		X^H; Y	
F_1	X^HX^H здоровая женщина	X^HX^h носительница гена гемофилии	X^HY здоровый мужчина	X^hY гемофилик мужчина

Женщина передает половине своих сыновей X-хромосому с геном нормальной свертываемости крови, а половине — X-хромосому с геном гемофилии. Среди ее сыновей могут быть и здоровые, и гемофилики (рис. 94).

В силу равновероятного расхождения хромосом при формировании гамет и их встречи в зиготе следует ожидать, что в потомстве большого числа браков, подобных только что рассмотренному, у половины сыновей разовьется гемофилия. В то же время все дочери в любом случае получают X-хромосому от своего отца с геном X^H, поэтому у них всегда нормальная свертываемость крови, но половина дочерей будут гетерозиготными носительницами этого заболевания.

Ген, вызывающий дальтонизм (неспособность различать красный и зеленый цвет), также локализован в X-хромосоме.

Наследование, ограниченное полом. *Признаки, выражение или проявление которых различно у представителей разных полов, или проявляющиеся только у одного пола, относятся к ограниченным полом.* Они могут определяться генами, расположенными как в аутосомах, так и в половых хромосомах. Примером может служить наследование комолости (отсутствие рогов) у овец. У дорсетской породы овец оба пола рогаты. У суффолькской породы, напротив, оба пола комолы. При скрещивании овец разных пород в F_1 получают рогатых баранов и комолых ярок (самок). От

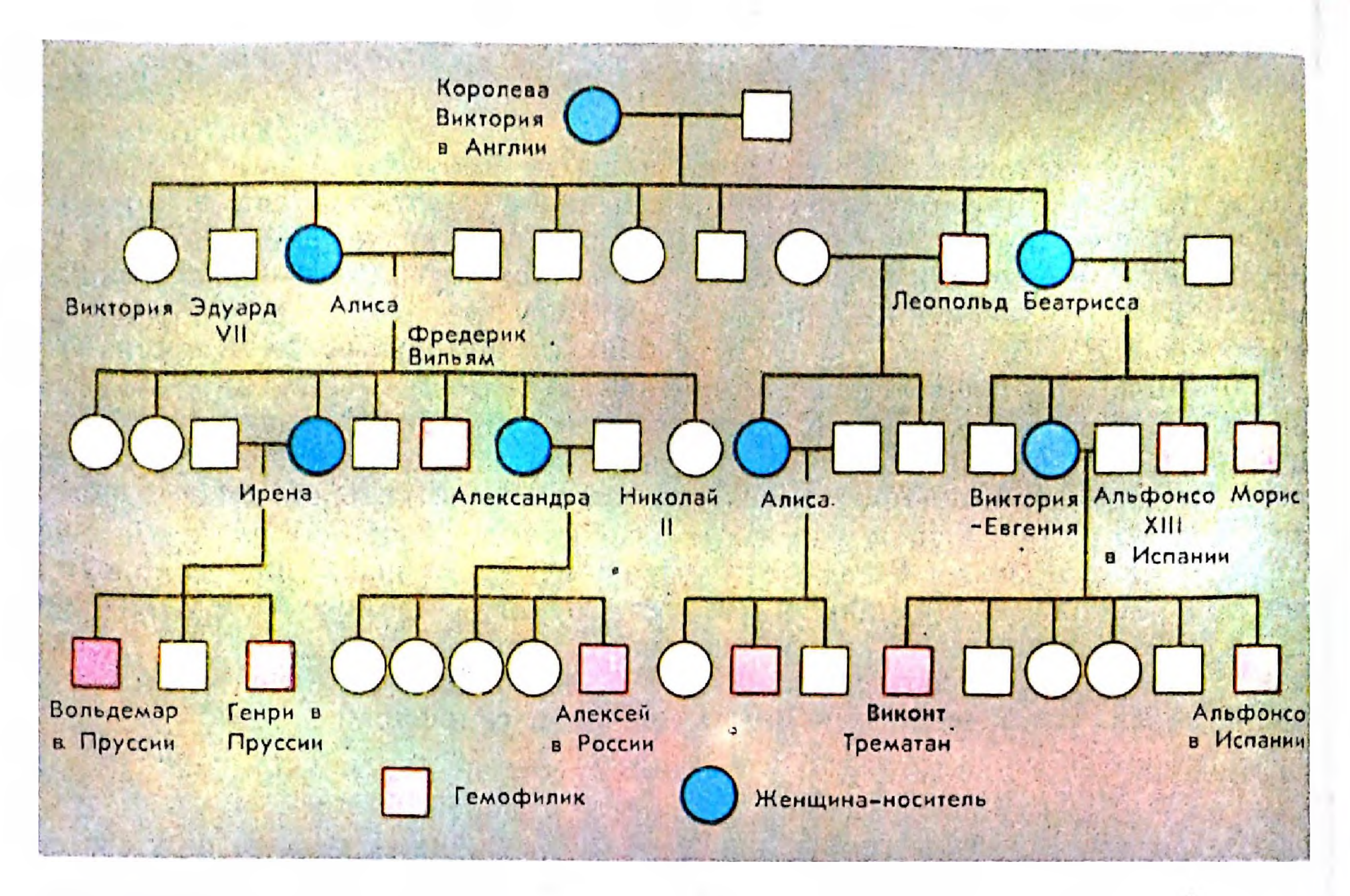


Рис. 94. Наследование гемофилии

скрещивания гибридов первого поколения между собой получают: F_2 3♂ рогатых : 1♂ комолых : 3♀ комолых : 1♀ рогатая. Такое странное расщепление объясняется тем, что существует аутосомный ген, доминантный аллель которого H определяет рогатость, а рецессивный аллель h — комолость. Причем у гетерозиготных баранов H доминирует над h, а у ярок — наоборот. Экспериментально было установлено, что направление доминирования зависит от уровня мужского полового гормона. Формально результаты скрещиваний можно записать так:

F_1 ♂ Hh × ♀ Hh
рогатый комолая

F_2 3♂ $(HH+Hh)$:1♂hh:3♀ $(Hh+hh)$:1♀ (HH)
рогатых комолых комолых комолая

Известно, что многие признаки проявляются у представителей только одного пола (например, способность давать молоко). Однако гены, определяющие этот признак, есть не только у коров, но и у быков. Установить, какова потенциальная способность быка давать высокомолочное потомство, вполне возможно, хотя и косвенным путем. Для этого необходимо получить сведения о молочности его дочерей. Более того, один из самых эффективных способов быстрого повышения удоев состоит в интенсивном отборе быков по их потенциальной молочности.

Генетические методы раннего определения пола. Решение вопроса

о поле развивающегося организма может иметь практическое значение. Подтверждением тому служит промышленное шелководство. Здесь очень важно еще на стадии яйца отличать самок от самцов. Особенность последних — большее количество шелка в их коконах по сравнению с коконами самок. Решить вопрос удалось благодаря исследованиям советского генетика В. А. Струнникова. Применяя метод экспериментальной перестройки хромосом, он создал линию шелкопряда со сцепленной W-хромосомой и аутосомой, несущей рецессивный ген w_2, обусловливающий белую окраску яиц. При скрещивании самок, развивающихся из яиц с темной окраской, несущих сцепленную W-хромосому и аутосому (генотип $\frac{w_2}{+}$), с гомозиготными ($\frac{w_2}{w_2}$) самцами, развившимися из белых яиц, в кладке яиц образуются белые и черные яйца. Черные яйца отделяются от белых фотоэлектрическим быстродействующим автоматом. В результате из белых яиц получают только самок, а из черных — самцов (рис. 95). Такой высокоэффективный метод позволяет выкармливать самцов и самок изолированными партиями или выкармливать одних только более шелконосных самцов.

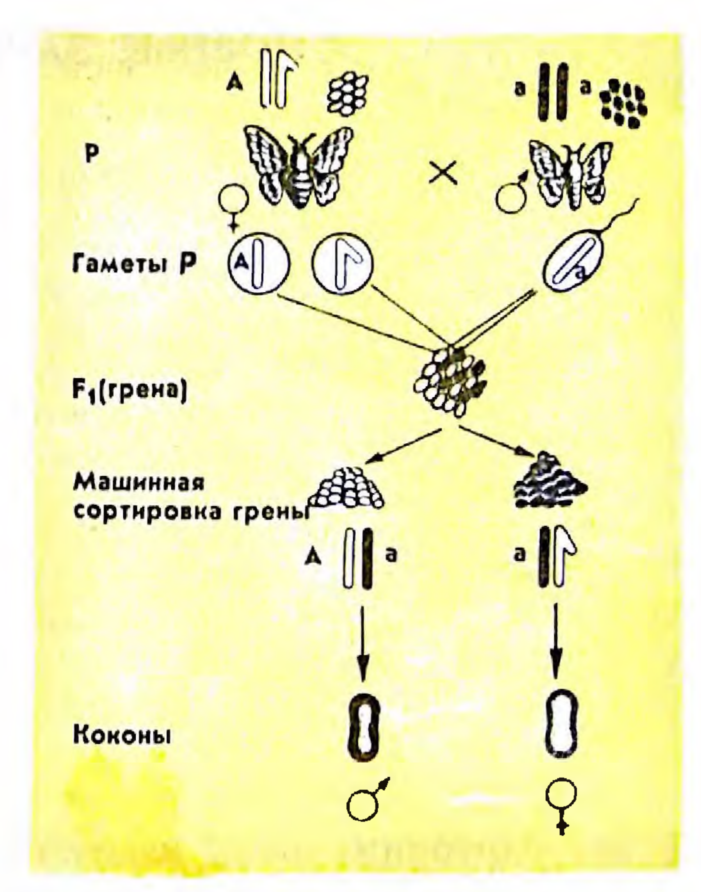


Рис. 95. Наследование признака окраски грены у тутового шелкопряда

? 1. Какие особенности наследования признаков, сцепленных с полом, вы можете назвать?

2. Какое практическое значение для человека может иметь изучение признаков, сцепленных с полом?

3. Объясните с позиции генетики, почему облысевших мужчин намного больше, чем женщин?

4. У человека цветовая слепота обусловлена рецессивным геном c, а нормальное цветовое зрение — его доминантным аллелем C. Ген цветовой системы локализован в X-хромосоме.

В браке женщины с нормальным зрением, родственники которой страдали полной цветовой слепотой, и мужчины с нормальным зрением, у отца которого также была полная цветовая слепота, родились три дочери с нормальным зрением и два сына с цветовой слепотой. Объясните полученные результаты.

5. Кошка с черепаховой окраской шерсти принесла котят серой, рыжей и черепаховой окрасок. На каком основании можно исключить или предполагать, что отцом этих котят является рыжий кот?

6. У человека аниридия (вид слепоты) зависит от доминантного аутосомного гена, летального в гомозиготном состоянии, а оптическая атрофия (другой вид слепоты) — от рецессивного сцепленного с полом гена, локализованного в X-хромосоме. Мужчина с оптической атрофией женился на женщине с аниридией, гомозиготной по аллелю, отвечающему за отсутствие оптической атрофии. Определите возможный фенотип потомства.

Глава VII. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЯВЛЕНИЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Изменчивость — свойство живых организмов существовать в различных формах (вариантах). Различают изменчивость наследственную и модификационную (ненаследственную). *Наследственная изменчивость* связана с изменением самого генетического материала. Под *модификационной изменчивостью* понимают способность организмов изменять фенотип под влиянием условий окружающей среды. В отличие от наследственной изменчивости, она не связана с изменениями генотипа и в последующие поколения не передается.

Наследственная, или генотипическая, изменчивость — основа разнообразия живых организмов и главное условие их способности к эволюционному развитию. Основной вклад в наследственную изменчивость вносит генотипическая изменчивость, т. е. изменения, затрагивающие генотип. Существует также *изменчивость цитоплазматических органелл*-митохондрий, хлоропластов и т. д. Генотипическая изменчивость, в свою очередь, слагается из мутационной и комбинативной изменчивости.

§ 34. Комбинативная изменчивость

Источники комбинативной изменчивости — Процесс рекомбинации

Комбинативная изменчивость — важнейший источник бесконечно большого наследственного разнообразия, которое наблюдается у живых организмов. В основе комбинативной изменчивости лежит половое размножение живых организмов, вследствие которого возникает огромное разнообразие генотипов.

Генотип потомков, как известно (см. § 25), представляет собой сочетание генов, полученных от родителей. Число генов у каждого организма исчисляется тысячами, поэтому комбинирование генов при половом размножении приводит к формированию нового уникального генотипа и фенотипа. У любого ребенка можно обнаружить признаки, типичные для его матери и отца. Тем не менее даже среди близких родственников не найти двух абсолютно одинаковых людей. Исключение составляют однояйцевые близнецы, степень идентичности которых очень велика.

В чем причины этого огромного разнообразия? Они лежат в явлении комбинативной изменчивости. Рассмотрим ее основные источники.

Источники комбинативной изменчивости. Независимое расхождение гомологичных хромосом в первом мейотическом делении — первая важнейшая основа комбинативной изменчивости. Именно независимое расхождение хромосом, как вы знаете (см. § 27), основа второго закона Менделя. Появление зеленых гладких и желтых морщинистых семян во втором поколении от скрещивания растений с желтыми гладкими и зелеными морщинистыми семенами — пример комбинативной изменчивости (см. § 25). Зададимся вопросом: чему равно число гамет различных типов, образуемых гибридом F_1? У моногибрида образуется два сорта

гамет или 2^1, у дигибрида $\frac{A}{a}\frac{B}{b}$ четыре или 2^2, у тригибрида — 2^3, а у полигибрида — 2^n. Цифра 2 указывает на наличие двух аллелей в данном локусе, а n — число локусов, по которым осуществляется расщепление. У домовой мыши, хорошо изученного генетического объекта, 20 пар хромосом. Пусть в каждой паре гомологов присутствует только один локус в гетерозиготном состоянии, тогда разнообразие типов гамет, которые потенциально могут образовываться у любой особи, достигает величины $2^{20}=1048576$, т. е. превышает миллион. В действительности каждая пара хромосом содержит много локусов в гетерозиготном состоянии. Следовательно, и количество различных типов гамет может быть значительно больше.

Большой вклад в комбинативную изменчивость вносит также кроссинговер, поскольку в результате появляются хромосомы, несущие отличные от родительских наборы аллелей. Известно, например, что на каждой паре хромосом у мыши происходит как минимум один перекрест и в результате появляются две кроссоверные хромосомы, а следовательно, и два новых типа гамет.

Процесс рекомбинации. *Процесс формирования кроссоверных хромосом называют рекомбинацией.* Он резко расширяет разнообразие гамет. Существенно, что рекомбинантные, или кроссоверные, хромосомы, попав в зиготу, приводят к появлению комбинаций признаков, нетипичных для родителей. И наконец, третий источник комбинативной изменчивости — случайная встреча гамет при оплодотворении. В моногибридном скрещивании возможны четыре комбинации: *AA*, *Aa*, *aA* и *aa*, т. е. 4^1. При дигибридном скрещивании число комбинаций возрастает до $4^2=16$, при тригибридном $4^3=64$, а в полигибридном скрещивании 4^n. Для мышей при условии, о котором сказано выше, получаем $4^{20}=2^{40}\approx10^{12}$. Это минимальная оценка из всех возможных. В действительности число потенциально возможных комбинаций гораздо больше.

Все три основных источника комбинативной изменчивости: *кроссинговер, независимое расхождение хромосом в мейозе и случайное сочетание гамет при оплодотворении* — действуют независимо и одновременно, создавая огромное разнообразие генотипов. Однако новые комбинации генов не только часто и легко возникают, но также и легко разрушаются. Именно поэтому часто в потомстве выдающихся по своим качествам живых организмов появляются особи, уступающие родителям.

Для закрепления желательных признаков селекционеры используют близкородственные скрещивания и бесполое размножение. Благодаря этому возрастает вероятность встречи одинаковых гамет, и могут возникнуть потомки с комбинацией генов, близкой к родительской комбинации. Таким путем созданы некоторые породы животных и сорта растений.

?

1. Какие механизмы являются источниками комбинативной изменчивости?
2. Каким образом могут закрепляться вновь появившиеся в результате комбинативной изменчивости ценные генотипы?
3. На чем основывается уникальность каждого живого организма на уровне как генотипа, так и фенотипа?
4. Почему особенно четко проявляется комбинативная изменчивость у организмов с половым процессом и может ли такой тип изменчивости проявиться в отсутствии полового процесса?

§ 35. Мутационная изменчивость

Геномные мутации — Хромосомные мутации — Генные мутации — Генеративные и соматические мутации — Основные положения мутационной теории

Мутации — это редкие случайно возникшие стойкие изменения генотипа, затрагивающие весь геном, целые хромосомы, их части или отдельные гены. Они могут быть полезны, вредны и нейтральны для организмов.

Геномные мутации. *Геномными называют мутации, приводящие к изменению числа хромосом.* Наиболее распространенным типом геномных мутаций является *полиплоидия* — кратное изменение числа хромосом. У полиплоидных организмов гаплоидный (n) набор хромосом в клетках повторяется не 2 раза, как у диплоидов, а значительно больше — до 10—100 раз.

Возникновение полиплоидов связано с нарушением митоза или мейоза. В частности, нерасхождение гомологичных хромосом в мейозе приводит к формированию гамет с увеличенным числом хромосом. У диплоидных организмов в результате такого процесса могут образоваться диплоидные ($2n$) гаметы.

Полиплоидные виды растений довольно часто обнаруживаются в природе; у животных полиплоидия редка. Некоторые полиплоидные растения характеризуются более мощным ростом, крупными размерами и другими свойствами, что делает их ценными для генетико-селекционных работ. Растения, имеющие нечетный набор геномов — три (триплоиды), пять (пентаплоиды), характеризуются резким снижением плодовитости. Главная причина этого явления связана с нарушениями в нормальном протекании мейоза: при конъюгации гомологичных хромосом в профазе мейоза постоянно возникают «лишние» хромосомы, а в конечном счете гаметы с недостаточным или избыточным числом хромосом.

Среди полиплоидов различают формы, у которых несколько раз повторен один и тот же набор хромосом (автополиплоиды), а также полиплоиды, возникшие у межвидовой гибридизации и содержащие несколько разных наборов хромосом (аллополиплоиды). Примером аллополиплоида может служить мягкая пшеница (42 хромосомы) — основная продовольственная зерновая культура, которая является естественно возникшим гексаплоидом, т. е. содержит три пары геномов, каждый по семь хромосом.

Хромосомные мутации. Хромосомные мутации — это перестройки хромосом. Многие из хромосомных мутаций доступны изучению под микроскопом. Пути изменения структуры хромосом разнообразны. Участок хромосомы может удвоиться или, наоборот, выпасть, он может переместиться на другое место и т. д. Рассмотрим основные типы хромосомных мутаций:

Условные обозначения	Изменения структуры хромосомы	Название
А Б В Г Д Е	Нормальный порядок генов	—
А Б [В В] Г Д Е	Удвоение участка	*Дупликация*
А Б В Д Е ␣	Нехватка участка	*Делеция*
А Б [Г В] Д Е	Поворот участка на 180°	*Инверсия*

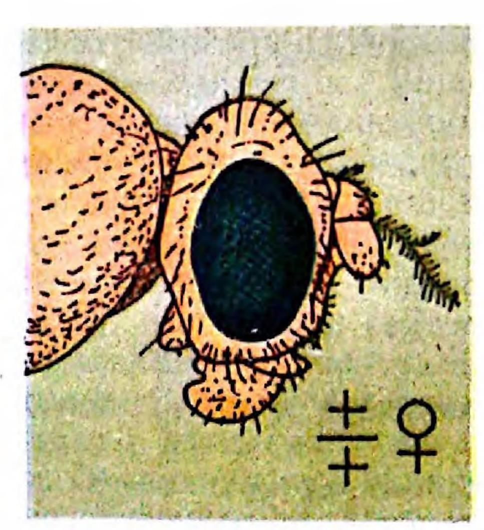
Условные обозначения	Изменения структуры хромосомы	Название
АБВГМК	Перемещение участка на негомологичную хромосому	*Транслокация*
АБВГДЕ OPRST	Слияние негомологичных хромосом	*Центрическое слияние*

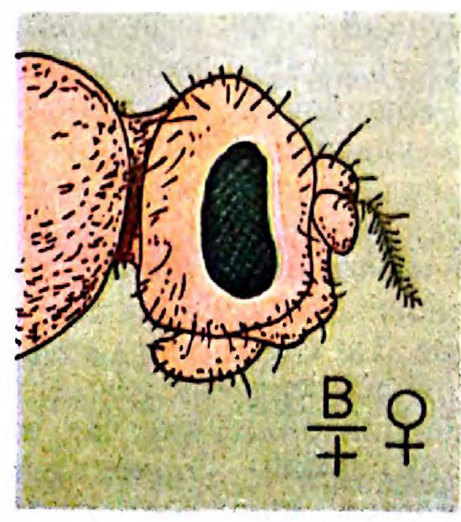
В качестве примера дупликации можно привести хорошо известную мутацию у дрозофилы, затрагивающую структуру глаза Ba_r — полосковидные глаза (рис. 96). О наличии делеции в изучаемой хромосоме часто судят по проявлению рецессивных генов, находящихся в соответствующей зоне гомологичной хромосомы. У мышей, например, делеция фрагмента 17-й хромосомы может быть доказана благодаря проявлению в *гемизиготном* (т. е представлена лишь одна копия гена) состоянии рецессивной мутации *qk* (квэйкинг), вызывающий сильную дрожь и подергивание. О наличии инверсии часто свидетельствует отсутствие кроссинговера в соответствующем районе. Инверсия, как говорят генетики, «запирает» кроссинговер, так как перевернутый участок не образует пару с гомологичной хромосомой при мейозе. Поэтому инвертированный участок наследуется как целое (суперген). Инверсии, так же как транслокации, можно зарегистрировать при изучении мейоза, где отмечаются значительные отклонения от стандартной картины мейоза.

Хромосомные мутации — результат отклонений в нормальном течении процессов клеточного деления. Основная причина возникновения различных хромосомных мутаций — разрывы хромосом и хроматид и воссоединения в новых сочетаниях (рис. 97).

Хромосомные мутации приводят к изменению функционирования генов. Так же как полиплоидия, они играют серьезную роль в эволюционных преобразованиях видов.

Генные мутации. *Генные,* или *точковые, мутации* — наиболее часто встречающийся класс мутационных изменений. Генные мутации связаны с изменением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Они приводят к тому, что мутантный ген перестает работать, и тогда либо не





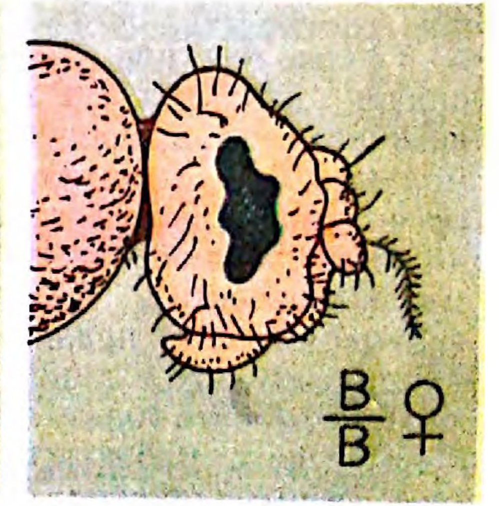


Рис. 96. Фенотип (форма глаз) у дрозофил различных генотипов, несущих мутацию гена Bar

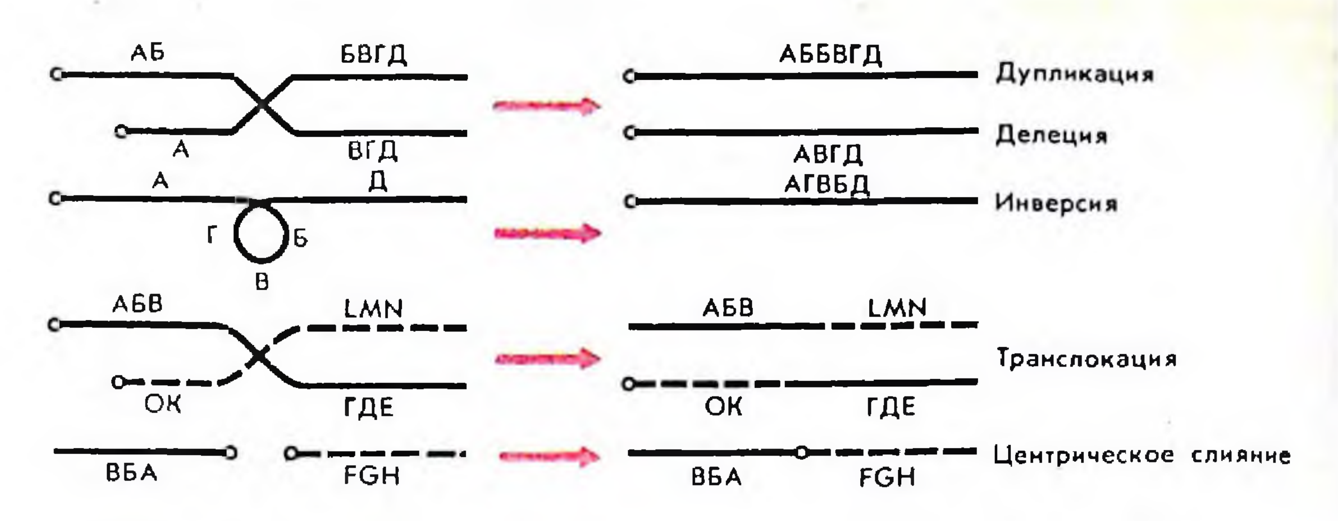


Рис. 97. Механизм образования хромосомных перестроек

образуются соответствующие РНК и белок, либо синтезируется белок с измененными свойствами, что проявляется в изменении каких-либо признаков организма. Вследствие генных мутаций образуются новые аллели. Это имеет важное эволюционное значение.

Поскольку мутации — редкие события, обычно на 10—100 тыс. экземпляров какого-либо гена, например гена гемоглобина, возникает одна новая мутация. Хотя мутационные события происходят редко, благодаря постоянству естественного мутационного процесса и накапливанию мутаций в генотипах различных организмов содержится значительное количество генных мутаций.

Генные мутации следует рассматривать как результат «ошибок», возникающих в процессе удвоения молекул ДНК. У всех без исключения организмов генные мутации приводят к самым разнообразным изменениям морфологических, физиологических и биохимических признаков. Не следует думать, что мутация одного гена может изменить только один признак. Часто удается наблюдать так называемое *множественное действие мутантного гена* (см. § 42).

Мутации могут быть не только доминантными и рецессивными, но и характеризоваться неполным доминированием. Для биохимических признаков часто обнаруживается ситуация, когда у гетерозиготы оба аллеля делают вклад в фенотип и белки, соответствующие разным аллелям, независимо функционируют в организме. Особенно широко это явление обнаружилось при электрофоретическом анализе ферментов. У гетерозиготы обнаруживаются две различные молекулярным формы белка, соответствующие двум аллелям.

Изучение мутационного процесса показало, что изменяться (мутировать) могут все гены, контролирующие развитие любого признака организма. Большинство генных мутаций вредно для организма, но некоторые из них в определенных условиях жизни могут становиться полезными.

Генеративные и соматические мутации. Мутации могут возникать в любых клетках организма. Те из них, которые возникают в клетках половых зачатков и зрелых половых клетках, получили название *генеративных*. Мутации, возникающие во всех клетках тела, за исключением половых, называют *соматическими*.

Хотя механизмы возникновения обоих типов мутаций могут быть подобны, их вклад в наследование признаков и, следовательно, эволюционное значение совершенно различны. Соматические мутации проявляются мозаично, т. е. часть клеток данной ткани или органа отличается от остальных по каким-либо свойствам. Чем раньше в ходе индивидуального развития возникает соматическая мутация, тем большим оказывается участок тела, несущий мутантный признак (измененную окраску, форму или другое свойство). У растений, использующих бесполое или вегетативное размножение, соматические мутации могут иметь важное значение, особенно для селекции, поскольку вновь возникшая соматическая мутация может быть очень широко размножена и в этом отношении она становится подобной генеративной мутации. В ряде случаев новые сорта плодовых и ягодных растений были получены на основе использования соматических мутаций.



Гуго Мари де Фриз (1848—1935) — голландский ботаник и генетик. Изучал роль осмотического давления в жизни растительной клетки. Повторно открыл (независимо от К. Корренса и Э. Чермака) законы Менделя; создал мутационную теорию; первым осуществил экспериментальное изучение эволюционного процесса

Основные положения мутационной теории. Основы мутационной теории заложил Г. де Фриз. Справедливость многих положений этой теории была подтверждена в ходе развития генетики.

Основные положения мутационной теории формулируются следующим образом:

— *мутации — это дискретные изменения наследственного материала;*

— *мутации — редкие события;*

— *мутации могут устойчиво передаваться из поколения в поколение;*

— *мутации возникают ненаправленно (спонтанно) и, в отличие от модификаций, не образуют непрерывных рядов изменчивости;*

— *мутации могут быть вредными, полезными и нейтральными.*

?

1. По каким принципам можно провести классификацию мутаций?

2. Какие механизмы могут лежать в основе появления мутаций у организмов?

3. Какие факторы среды могут активизировать процесс мутаций и почему?

§ 36. Множественный аллелизм. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

Множественный аллелизм — Закон гомологических рядов

Множественный аллелизм. Из материала, изложенного ранее, можно сделать вывод, что число аллелей

одного и того же гена обычно равно двум (A и a, B и b, C и c и т. д.). В действительности картина аллельного разнообразия гораздо богаче. Оставим в стороне гены, которые обладают только одним аллелем, и обратимся к таким генам, где число аллелей велико. Ряд мутаций одного гена называют *серией аллелей.* Ее следует рассматривать как результат мутационного процесса. Явление множественного аллелизма не нарушает менделевские закономерности наследования и полностью им соответствует. Понятно, что любой диплоидный организм может обладать только двумя аллелями, например $\frac{A}{a^1}$, $\frac{A}{a^2}$, $\frac{a^1}{a^2}$ и т. д. Во многих сериях на основе детального генетического анализа удается определить порядок доминирования аллелей, например $A^Y > A > a^t > a$ и т. д. (рис. 98).

Члены одной серии множественных аллелей действуют на один общий признак, но каждый аллель может иметь и свои особенности в действии на другие признаки. Так, аллель A^Y оказывает сильное влияние на жизнеспособность гомозигот A^YA^Y (см. § 43). У близких видов встречаются сходные серии аллелей.

Закон гомологических рядов. Выдающийся советский биолог Н. И. Вавилов многие годы изучал мутационную изменчивость у культурных растений семейства злаковых и их диких предков. Мутационный процесс у генетически близких родов и видов протекает параллельно. В результате этого у разных форм возникают сходные мутации, которые Н. И. Вавилов назвал *гомологическими рядами наследственной изменчивости.* Генетически близкородственные виды и роды он расположил в определенном порядке в соответствии с вариантами изменчивости:

$$g_1 \ (a_1+b_1+c_1+\ldots)$$
$$g_2 \ (a_2+b_2+c_2+\ldots)$$
$$g_3 \ (a_3+b_3+c_3+\ldots)$$

где g_1, g_2, g_3 — генетически родственные виды; a_1, b_1, c_1, a_2, b_2, c_2, a_3, b_3, c_3 — варьирующие признаки.

Это позволило ему обнаружить закономерность: *близкородственные виды и роды благодаря большому сходству их генотипов обладают сходной наследственной изменчивостью.* Обнаруженное Н. И. Вавиловым явление известно в биологии как *закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.* Свой закон Н. И. Вавилов сформулировал таким образом:

«1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходны-



Рис. 98. Серия множественных аллелей в локусе А (агути) у домовой мыши

ми рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны[1], тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

Хотя закон касался изменчивости у растений, Н. И. Вавилов указывал и на его применимость к животным.

Подтверждением существования гомологических рядов наследственной изменчивости может послужить сходство основных локусов, определяющих окраску шерсти у млекопитающих. У многих изученных видов млекопитающих, например, удалось установить существование гена *C* и рецессивного аллеля *c*, вызывающего в гомозиготном состоянии альбинизм, т. е. полное отсутствие пигментации.

У организмов, связанных менее близкими родственными связями, т. е. имеющих значительные различия в строении геномов, параллелизм наследственной изменчивости становится менее полным.

Закон гомологических рядов отражает общебиологическое явление, характерное для всех представителей живого мира. Руководствуясь этим законом, можно предсказать, какие мутантные формы должны возникнуть у близкородственных видов.

Как стало ясно после изучения последовательностей ДНК близкородственных видов, степень сходства, или гомологии, достигает 90—99%. Именно высокий уровень гомологии соответствующих генов — основа для реализации закономерностей, вскрытых впервые Н. И. Вавиловым.



Николай Иванович Вавилов (1887—1943) — ботаник, генетик, селекционер. Организатор и руководитель многочисленных экспедиций по изучению мировых растительных ресурсов. Установил центры происхождения культурных растений; под его руководством создана уникальная коллекция культурных растений (300 тыс. образцов), служащая и сейчас основой для селекционных работ. Автор учения об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. Сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Создал советскую школу ученых-растениеводов, генетиков и селекционеров

? 1. Какое количество аллелей одного гена может находиться одновременно у одного диплоидного организма?

2. Чем отличается наследование соматических мутаций от генеративных и какова их значимость для организма, вида?

3. Почему закон гомологических рядов в наследственной изменчивости часто называют таблицей Менделеева в биологии?

---

[1] Линнеонами Н. И. Вавилов называл виды растений как сложные системы.

§ 37. Мобильные генетические элементы

Свойства мобильных генетических элементов — Способы перемещения.

С момента возникновения хромосомной теории наследственности до конца 70-х годов представление о том, что каждый ген имеет определенное место на хромосоме и не способен произвольно менять его, казалось незыблемым. Единственным известным способом перемещения генов друг относительно друга были хромосомные мутации — транслокации и инверсии. Другое очень распространенное и обоснованное представление гласит о том, что в геноме данного вида организмов содержится вполне определенное количество копий какого-либо конкретного гена. Изменение числа копий может также происходить в результате хромосомных мутаций — дупликаций и делеций. Новые знания, накопленные в последние годы, продемонстрировали, что отмеченные свойства не абсолютны.

В 40—50-х годах XX в. американская исследовательница Б. Мак-Клинток генетическими методами показала, что в хромосомах кукурузы предположительно существуют генетические элементы, способные перемещаться в геноме — исчезать с прежних мест и появляться в новых. Спустя четверть века американские и советские генетики независимо методами молекулярной биологии и генной инженерии доказали существование генетических элементов, способных к перемещению.

Свойства мобильных генетических элементов. Мобильные генетические элементы обнаружены у самых разных организмов: у бактерий, дрожжей, растений и животных. Мобильные генетические элементы, выделяемые у разных видов, существенно отличаются по длине нуклеотидной последовательности и, следовательно, свойствам. У дрозофилы, хорошо изученной в этом отношении, описано около десяти типов мобильных элементов, некоторые из которых похожи друг на друга, иные резко отличаются. Количество копий, содержащихся в одном геноме, колеблется для разных мобильных элементов от 10 до 1000. Длина нуклеотидной последовательности мобильных элементов варьирует в широких пределах, от 1 тыс. до 10 тыс. пар нуклеотидов. Принципиальная схема мобильного элемента изображена на рисунке 99. Наличие на концах длинных концевых повторов — типичная черта строения мобильных элементов.

Способы перемещения. Существует, вероятно, не менее двух способов перемещения мобильных генетических элементов. Первый из них связан с «вырезанием» мобильного элемента в одном месте хромосомы и «встройкой» его в другом месте. Такие перемещения, по-видимому, имеют обычно случайный, ненаправленный характер. Другой тип событий представляет собой направленные перемещения генетических элементов. В этом случае в исходном положении мобильный элемент сохраняется, но появляется и в новом, хотя и вполне определенном месте. Таким образом, в данном случае речь идет о появлении дополнительной копии мобильного элемента. Для этого необходимо удвоение молекулы ДНК данного мобильного элемента и его последующее встраивание в определенное место генома. Роль мобильных генетических элементов еще предстоит тщательно изучить. Однако в отдель-

ных случаях уже имеется ясность. Так, Б. Мак-Клинток показала, что встраивание мобильного элемента рядом с геном, контролирующим окраску семян у кукурузы, может включать этот ген. В результате окраска зерен изменяется, например с красной на белую. Прозорливость Б. Мак-Клинток состоит в том, что своими генетическими исследованиями она предсказала существование мобильных элементов в каком-либо гене или в непосредственной близости от него, что может приводить к резким наследуемым изменениям его состояния, т. е. по существу к появлению мутации.

В последнее время стало ясно, что многие давно известные и хорошо изученные точковые мутации у дрозофилы, мыши и других организмов в действительности представляют собой результат встраивания или вырезания мобильных генетических элементов.

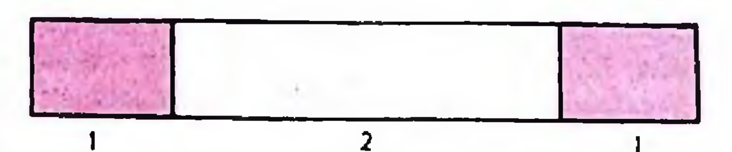


Рис. 99. Строение мобильных генетических элементов:

1 — длинные концевые повторы; *2* — внутренняя часть

?

1. Какое влияние на организм может оказать перемещение генетических элементов?

2. Какие механизмы перемещения мобильных элементов по геному вы можете назвать?

3. Какие вы видите перспективы в дальнейшем изучении «прыгающих генов» и в управлении их перемещением?

§ 38. Цитоплазматическая наследственность

Влияние ядерных генов через цитоплазму яйцеклетки — Внеядерные гены — Цитоплазматическая мужская стерильность — Плазмиды и вирусоподобные элементы

Ранее приведенные доказательства ведущей роли ядра и хромосом в генетических процессах не следует рассматривать как свидетельство отсутствия какой-либо роли цитоплазмы в передаче свойств из поколения в поколение. Участие цитоплазмы в формировании некоторых признаков выражается как в действии через нее ядерных генов, так и в функционировании внеядерных генов, расположенных в цитоплазматических органеллах.

Влияние ядерных генов через цитоплазму яйцеклетки. Классическим примером предопределения генами матери свойств цитоплазмы яйца может служить наследование направления завитка раковины у пресноводной улитки прудовика. Известны два типа улиток: с право- (*D*-тип) и левозакрученной (*d*-тип) раковиной. Лево- и правозакрученность определяется одной парой аллельных генов (рис. 100). Правозакрученность проявляется у гомозигот по рецессивному аллелю. Генотип матери играет решающую роль в формировании фенотипа потомков:

$$\text{♀}DD \times \text{♂}dd$$
$$Dd$$

Все потомки, как мать, имеют правозакрученную раковину

$$\text{♀}dd \times \text{♂}DD$$
$$Dd$$

Все потомки, как и мать, имеют левозакрученную раковину

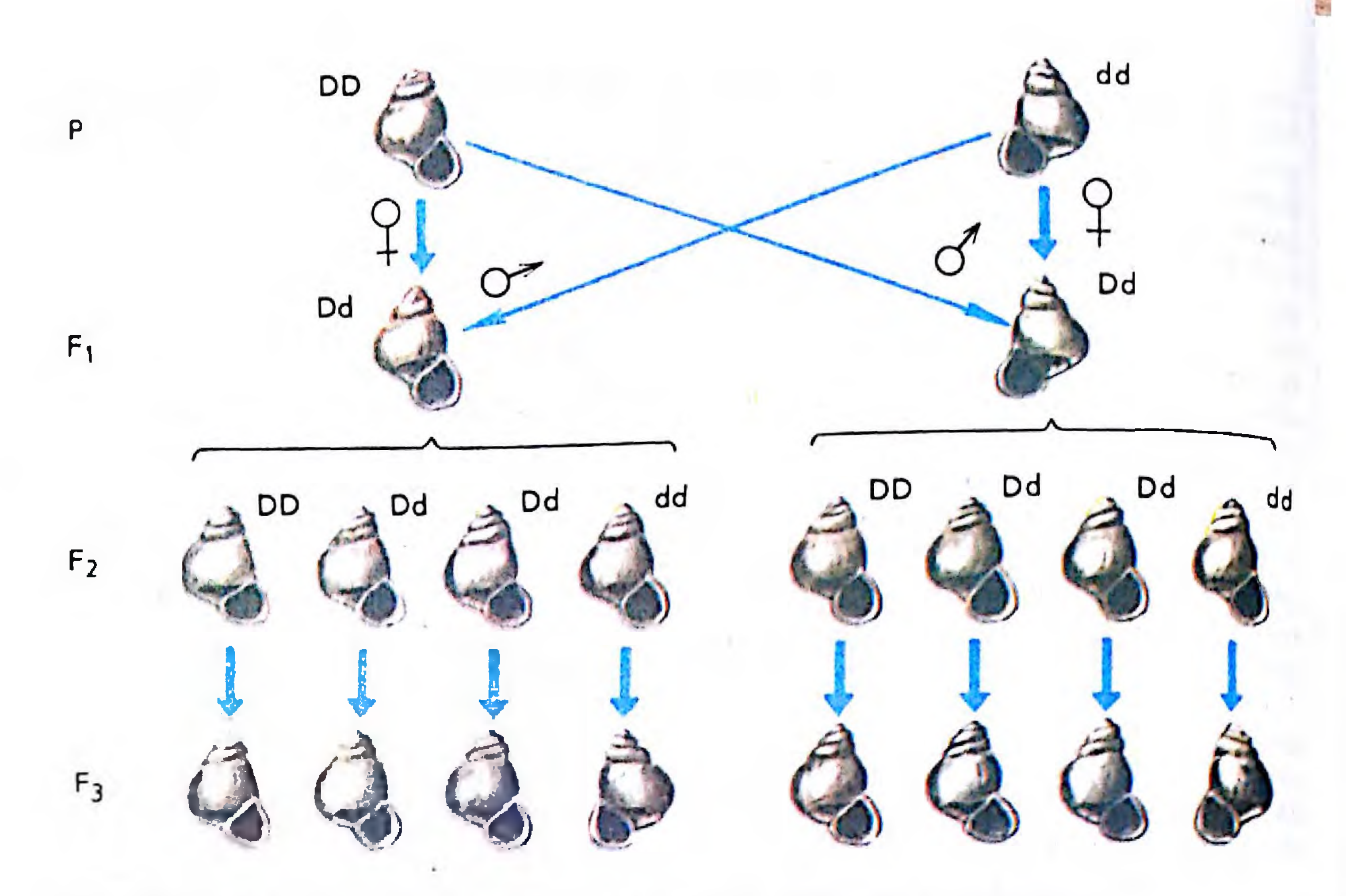


Рис. 100. Роль цитоплазмы в наследовании завитков раковины у прудовика:

D — ген, определяющий правозакрученность, d — ген, определяющий левозакрученность

Видно, что, несмотря на идентичность генотипов в двух типах скрещиваний, фенотип потомков резко различается, но совпадает с материнским. Как было установлено эмбриологическими исследованиями, направление завитка раковины определяется характером дробления оплодотворенного яйца, т. е. расположением бластомеров по спирали вправо и влево, что зависит от ориентации митотического веретена в процессе дробления. Последнее, в свою очередь, определяется организацией цитоплазмы яйца, обусловливаемой генотипом матери.

Прудовик может размножаться как путем скрещивания двух особей, так и самооплодотворением. От самооплодотворения гетерозиготных особей из F_1 все потомки F_2 имеют правозакрученную раковину, хотя гибриды F_1 различались по фенотипу. В F_3, полученном также путем самооплодотворения, наблюдается менделевское расщепление 3:1, хотя и с задержкой на одно поколение. Итак, на данном примере можно видеть, что в определенных случаях фенотип потомков не соответствует их генотипу, а определяется материнским генотипом через цитоплазматические структуры яйца.

Внеядерные гены. Митохондрии, хлоропласты и некоторые другие органеллы содержат ДНК (§ 9), гены которой кодируют синтез многих белков, необходимых для построения и функционирования данного типа органелл. Доводом в пользу наличия внеядерных генов послужили данные о наследовании некоторых признаков у растений, не укладывающиеся в рамки менделевских закономерностей. Наследование пестролистности,

т. е. мозаичной окрашенности листьев, у ночной красавицы, львиного зева и многих других видов растений относится именно к этому типу. В том случае, когда материнское растение сплошь окрашено, независимо от окраски листьев у отцовского растения, в F_1 появляются только сплошь окрашенные растения. И наоборот, от неокрашенных материнских растений в F_1 появляются только неокрашенные потомки, независимо от характеристик отцовского растения. В тех случаях, когда материнское растение пестролистное, независимо от свойств отцовского растения в F_1 появляются растения с неокрашенными, пестрыми и зелеными листьями.

Объясняется такой способ наследования тем, что пластиды бывают двух типов — окрашенные и неокрашенные. Пластиды воспроизводятся в клетке автономно и случайно распределяются между дочерними клетками. Клетки, содержащие смесь зеленых и белых пластид, при делении могут давать клетки всех трех возможных типов, что в конечном счете приводит к образованию соответственно зеленых, мозаичных и белых участков растения. Поскольку единственный способ проникновения пластид в зиготу — через яйцеклетку, а не через спермий, наблюдается материнское наследование.

Цитоплазматическая мужская стерильность. В некоторых случаях цитоплазматическая наследственность может быть эффективно использована в практических целях, как, например, у кукурузы, имеющей как мужские собранные в метелки, так и женские собранные в початки цветки на одном растении. Известный советский генетик М. И. Хаджинов обнаружил в некоторых сортах кукурузы растения с крайне недоразвитыми мужскими соцветиями, практически лишенными, таким образом, пыльцы. Выяснилось, что этот признак определяется особенностями цитоплазмы матери. При опылении таких растений кукурузы пыльцой с нормальных растений в большинстве случаев потомство также имеет неразвитые пыльники. В ряду поколений признак передается по материнской линии. Были установлены, таким образом, два качественно различных состояния цитоплазмы: *стерильное* (бесплодное) и *фертильное* (плодовитое).

В ходе последующих исследований стало понятно, что существуют также гены, локализованные в хромосомах кукурузы, способные восстанавливать фертильность. Ген-восстановитель подавляет фенотипическое проявление цитоплазматической мужской стерильности, но не мешает сохранению и размножению в цитоплазме фактора стерильности. Последний имеет в своем составе нуклеиновую кислоту и способен к автономной репликации.

Цитоплазматическая мужская стерильность используется в семеноводстве кукурузы, поскольку позволяет обойтись без трудоемкой работы по обрыванию метелок при производстве гибридных семян.

Плазмиды и вирусоподобные элементы. В клетках про- и эукариот обнаруживаются плазмиды и вирусоподобные частицы, автономные от хромосомы. У бактерий и некоторых эукариотических микроорганизмов, например дрожжей, наличие или отсутствие таких частиц может обеспечивать устойчивость к определенным антибиотикам и иным факторам. У животных и растений они могут существенно влиять на свойства многоклеточного организма.

Плазмиды и вирусоподобные частицы могут иметь кольцевую или

линейную форму и способны к самостоятельной репликации.

У бактерий наблюдается передача плазмид от клетки к клетке при их непосредственном контакте, а распределение их по дочерним клеткам при делении происходит случайно. У многоклеточных эукариот наследование свойств, определяемых нехромосомными элементами, как, например, чувствительность дрозофилы к CO_2, чаще осуществляется по материнскому типу. В ряде случаев нехромосомные элементы могут являться копиями хромосомных генов.

?

1. В чем вы видите основные отличия цитоплазматической наследственности от менделевской?

2. Чем обусловлена преимущественная роль женских организмов при цитоплазматической наследственности?

3. В чем суть явления цитоплазматической мужской стерильности у растений и какое значение она может иметь в практике сельского хозяйства?

§ 39. Причины возникновения и искусственное получение мутаций

Естественный мутационный процесс — Мутагенные факторы среды — Экспериментальное получение мутаций

Естественный мутационный процесс. В предыдущих параграфах мы рассмотрели основные типы мутаций и пути их возникновения. Каковы же причины мутационного процесса? Они связаны с нарушением основных генетических процессов, протекающих в клетке: репликации, т. е. воспроизведения молекул ДНК, рекомбинации и деления. Как хромосомные, так и точковые мутации представляют собой в конечном счете изменение структуры ДНК: замену одних нуклеотидов другими, выпадение или вставку нуклеотидов или изменение их положения. Далеко не каждое возникающее повреждение ДНК непременно реализуется в мутацию, часто происходит исправление с помощью особых ферментов. Этот процесс называется *репарацией*. Однако сколь точно бы ни осуществлялись генетические процессы и как бы эффективны ни были ферментативные системы исправления возникающих ДНК, мутационный процесс — неотъемлемая характеристика любого живого организма. Условия, в которых живут виды, оказывают существенное влияние на протекание мутационного процесса.

Мутагенные факторы среды. В настоящее время достаточно хорошо изучены факторы среды, оказывающие наиболее мощное мутагенное действие, т. е. приводящие к появлению мутаций. Выделяют три основные группы таких факторов: физические, химические и биологические. Самым эффективным физическим мутагеном являются *ионизирующие излучения*. Проходя сквозь клетки, рентгеновые лучи, гамма-лучи, ядерные частицы и другие ионизирующие излучения на своем пути выбивают электроны с внешней оболочкой атомов или молекул, превращая их в положительно заряженные частицы. Ионизирующее излучение может оказать как прямое воздействие на ДНК, так и косвенное, через ионизированные молекулы и атомы других веществ. Доза радиации измеряется в рентгенах или радах — близких по абсолютному значению величинах. Часто-

та возникающих мутаций в сильной степени зависит от дозы радиации и прямо пропорциональна ей.

Впервые повышение частоты наследственной изменчивости под влиянием внешних агентов обнаружили в 1925 г. отечественные микробиологи Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов. Прямое экспериментальное доказательство мутагенного действия рентгеновых лучей представил в конце 20-х годов выдающийся американский генетик Г. Мёллер, работавший несколько лет в нашей стране. Он создал точные методы учета вновь возникающих мутаций.

К физическим мутагенам относится также ультрафиолетовое излучение, что было установлено советскими генетиками в начале 20-х годов. Однако его мутагенный эффект существенно меньше, чем у ионизирующих излучений.

Еще более слабым эффектом обладает повышенная температура, которая для теплокровных животных и человека почти не имеет существенного значения вследствие постоянства температуры их тела.

Вторую группу факторов представляют *химические мутагены*. Известно несколько типов химических мутагенов, отличающихся по строению и механизму действия. Химические мутагены вызывают, главным образом, точковые, или генные, мутации, в отличие от физических мутагенов, которые сильно повышают вероятность хромосомных мутаций. Крупный вклад в изучение химических мутагенов внесли отечественные исследователи И. А. Раппопорт и В. В. Сахаров.

В последние годы немало стало известно о существовании *биологических мутагенов*: молекул ДНК и вирусов. Установлено, что целый ряд хорошо изученных мутаций у животных, растений и человека — результат действия вирусов.



Георгий Адамович Надсон (1867—1940). Исследовал действие повреждающих факторов (мутагенов) на микроорганизмы. Впервые вместе с Г. С. Филипповым и Г. Мёллером получил стойкие мутационные наследственные изменения у дрожжевых и плесневых грибов под действием ионизирующей радиации

Мутагены усиливают интенсивность естественного мутационного процесса в 10—100 раз, а наиболее мощные химические супермутагены в тысячи раз.

Говоря об общих свойствах мутагенов, следует указать на следующие:

— *универсальность, т. е. способность вызывать мутации во всех живых организмах;*

— *отсутствие нижнего порога мутационного действия, т. е. способность вызывать мутации при действии в любых малых дозах;*

— *ненаправленность возникающих мутаций.*

Экспериментальное получение мутаций. Открытие мутагенных факторов, изучение их свойств создали

7 Зак. 3064 А. О. Ру...

предпосылку для их практического использования в селекционной практике. Именно благодаря использованию искусственного мутагенеза были созданы многие ценные сорта растений, штаммы микроорганизмов. Получение мутаций различных генов и их детальное изучение — широко распространенный и важный метод в биологических исследованиях.

В настоящее время интенсивно ведутся работы по созданию методов направленного воздействия химических и физических факторов на определенные гены. Искусственное получение полезных мутаций имеет большое практическое значение для селекции растений, животных и микроорганизмов.

Охрана людей от действия мутагенов. Многие мутации вызывают у человека и животных отклонения от нормального развития и появление разнообразных уродств, они же причина многих тяжелых наследственных заболеваний (гл. IX). Поэтому сохранение естественного уровня мутационного процесса и охрана среды обитания человека от действия мутагенных факторов — задача очень большой важности. Осознание этой проблемы стало причиной заключения международного договора о прекращении испытаний ядерного оружия в воздухе, на земле и в воде. Однако проблема гораздо шире и сложнее, поскольку рост производства разнообразных химических веществ и их активное использование в практике меняют среду обитания человека, увеличивают ее мутагенность. Запрет применения мутагенных факторов и оздоровление среды обитания человека — условия, необходимые для эффективной защиты генома человека.

? 1. Какие факторы среды могут оказать наибольшее мутагенное действие?

2. Какие мутагены называют супермутагенами?

3. Почему деятельность человека увеличивает мутагенное действие среды?

4. Как используют мутагены в селекции микроорганизмов, растений и животных?

5. Какие мероприятия требуется проводить по защите людей и природы от действия мутагенов?

§ 40. Взаимодействие генотипа и среды. Модификационная изменчивость

Качественные и количественные признаки — Влияние условий среды на качественные и количественные признаки — Норма реакции — Модификационная изменчивость

В примерах, которые мы до сих пор рассматривали, каждый ген определял только один признак, и развитие каждого признака зависело только от одного гена. Однако, как правило, отношения между генами и признаками гораздо сложнее.

Качественные и количественные признаки. Признаком обычно называют способ описания организмов с целью их различения. Все признаки организма можно разделить на две группы — *качественные* и *количественные*. *Качественными называют признаки, устанавливаемые описательным (типологическим) путем.* Окраска цветков, форма плодов, масть животных, цвет глаз, половые различия — все это качественные признаки. При изучении качественных признаков обычно не возникает серьезных затруднений в их класси-

фикации. Фенотипические классы потомков, появившиеся при расщеплении, легко различимы: волнистые или прямые волосы у человека, красная или черная лиса, морщинистые или гладкие семена гороха. Наследование качественных признаков, как правило, хорошо описывается простыми менделевскими закономерностями.

Однако изменчивость (разнообразие) носит не только качественный, но и количественный характер. *Количественными называют* признаки, определяемые путем измерения. Яйценоскость кур, молочность коров, масса семян пшеницы — это примеры количественных признаков.

Наследование количественных признаков чаще всего зависит от большого количества генов, даже в тех случаях, когда вклад одного или нескольких генов велик. Поэтому в F_2 и последующих поколениях гибридов, как правило, не наблюдается четкой картины. Большинство признаков, важных при разведении животных и выращивании растений, носит количественный характер.

Живые организмы постоянно испытывают действие разнообразных факторов среды, в которой они обитают. Среда влияет на формирование и количественных, и качественных признаков.

Влияние условий среды на качественные признаки. Многие качественные признаки в меньшей степени, чем количественные, подвержены влиянию условий среды. Например, в семье, где отец и мать имеют голубой цвет глаз, рождаются только голубоглазые дети. При этом не имеет значения, в каких условиях живет данная семья. Однако можно привести немало примеров, демонстрирующих влияние среды. У китайской примулы окраска цветков определяется аллельной парой *R* — *r*. Гомозиготные растения *RR* обычно имеют красные цветки, но если в момент формирования бутонов растение перенести из обычных комнатных условий в теплую влажную оранжерею с температурой 30—35°С, то появятся белые цветки. Возвращение в комнатные условия не изменяет их белой окраски, но вновь распустившиеся цветки будут красными. Понятно, что в этом случае изменился признак, а не ген.

Другим примером, показывающим влияние условий внешней среды на развитие качественных признаков, может служить изменение окраски шерсти у горностаевого кролика. Горностаевые кролики (c^hc^h) и кролики-альбиносы (cc) при рождении не окрашены. Альбиносы остаются совершенно белыми в течение всей жизни, а у горностаевых кроликов лапки, хвост, уши и мордочка постепенно окрашиваются в черный цвет.

Если у горностаевого кролика (рис. 101) сбрить шерсть на каком-либо участке тела, то окраска вновь выросшей шерсти будет зависеть от температуры среды. Так, если сбрить белую шерсть на боку или на спине и содержать животное при температуре выше +2°С, то на этом месте снова вырастет белая шерсть. При

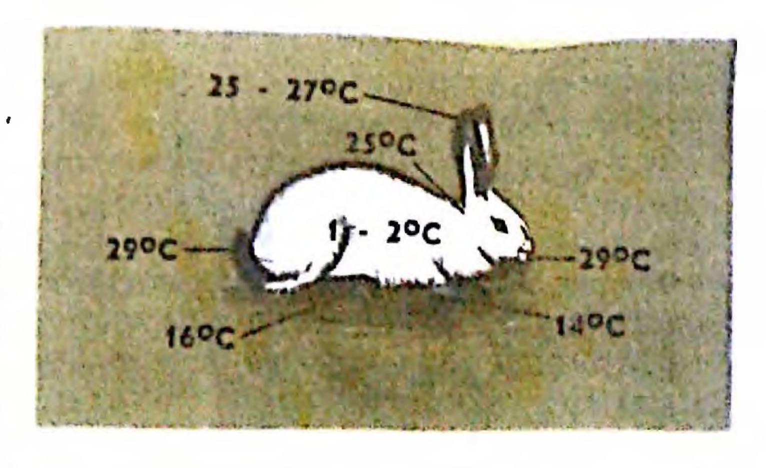


Рис. 101. Распределение температурных порогов пигментообразования в волосах горностаевого кролика

температуре воздуха ниже +2°С вместо белой шерсти вырастет черная. Но если сбрить шерсть на ухе, то в обычных условиях там снова вырастет черная шерсть, но под согревающим компрессом (при температуре 30°С) на выбритом участке вырастет белая шерсть.

Эти опыты объясняют, почему горностаевые кролики рождаются совершенно белыми: в эмбриональный период они находятся в условиях высокой температуры. Гомологичные аллели c^h (ген тирозиназы) существуют у белых мышей и сиамских кошек; они же вызывают сезонную смену окраски зайца-беляка, ласки, горностая, белой куропатки.

Влияние условий среды на количественные признаки. Развитие количественных признаков очень сильно зависит от влияния условий среды. Масса тела у крупного рогатого скота, как и у других животных, типичный количественный признак. Установлено, что генотип оказывает важное влияние на формирование признака. Именно благодаря различиям в генотипе породы крупного рогатого скота резко отличаются по среднему значению, например, массы животного. Однако условия среды, например количество и качество корма, играют не менее важную роль в формировании этого признака (рис. 102).

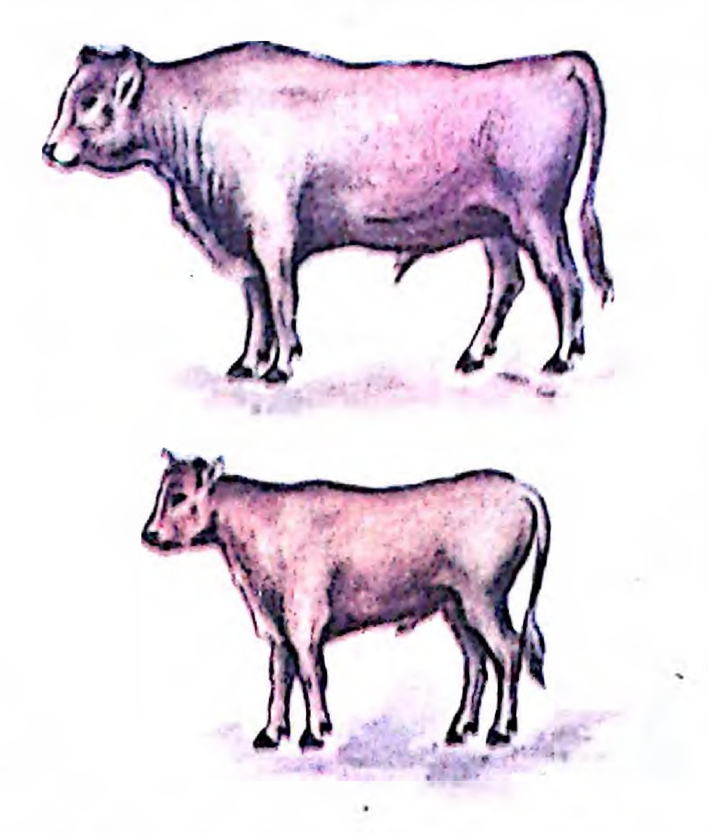


Рис. 102. Два бычка годовалого возраста, произошедшие от одного отца, но выращенные в резко различных условиях

Известно, что количество и качество молока в сильной степени зависят от правильности кормления коровы. Но это не значит, что удой зависит только от кормления. Известно, что некоторые породы скота дают в естественных условиях в год 800—1200 кг молока. Улучшение кормления и содержания этих животных может резко повысить их продуктивность до 2500 кг молока. Ухудшение условий может привести к тому, что ценная порода скота, дающая 3500—4000 кг в год, снизит продуктивность до 2500 кг и даже ниже. Однако поднять продуктивность скота до 4000—5000 кг, улучшая только условия содержания, невозможно.

Норма реакции. Итак, признаки развиваются в результате взаимодействия генотипа и среды. Один и тот же генотип может в разных условиях среды давать разное значение признака. *Пределы, в которых возможно изменение признаков у данного генотипа, называют нормой реакции.* Иначе говоря, организм наследует не признак как таковой, а способность формировать определенный фенотип в конкретных условиях среды, т. е. *норму реакции* (рис. 103).

На примере с молочным скотом можно отметить, что норма реакции молочности местных пород скота колеблется от 1000 до 2500 кг, а у ценных пород она значительно

выше — 5000—7000 кг молока за лактацию и даже более. В таких случаях говорят, что признак молочности у коров обладает широкой нормой реакции. Размах нормы реакции различных признаков неодинаков. Он может быть и очень велик, и весьма узок.

Таким образом, *фенотип каждой особи есть результат взаимодействия ее генотипа с условиями окружающей среды.*

Модификационная изменчивость. Разнообразие фенотипов, возникающих у организмов под влиянием условий среды, называют *модификационной изменчивостью.* Спектр модификационной изменчивости определяется нормой реакции. Примером модификационной изменчивости может служить изменчивость генетически сходных (идентичных) особей. Многие виды растений, например картофель, обычно размножаются вегетативно. В этом случае все потомки обладают одинаковым генотипом. Значит ли это, что все растения, выросшие на поле и происходящие от одного клубня, будут одинаковы? Нет, многие растения существенно отличаются по высоте, кустистости, количеству и форме клубней и другим показателям. Эта очень широкая модификационная изменчивость определяется разнообразными влияниями среды, которые испытывает каждый саженец картофеля. Модификационные изменения (модификации) не связаны с изменением генов, поэтому модификации не наследуются. Но способность к модификации — признак наследственный. Например, антилопа гну зимой в заповеднике Аскания-Нова отращивает густой подшерсток, а антилопа канна к такой модификации не способна и может зимовать лишь в отапливаемых помещениях.



Рис. 103. Изменение формы одуванчика под влиянием условий среды:

слева — выросший на равнине, *справа* — выросший в горах

Изучение модификационной изменчивости позволяет сформулировать несколько общих правил. Одна из важных характеристик модификационной изменчивости — *направленность модификаций.* Например, у всех здоровых людей, имеющих светлый цвет кожи, солнечные лучи вызывают образование загара; огородные растения, возделываемые на почве, богатой органическими удобрениями, достигают более крупных размеров. Модификации, таким образом, резко отличаются от мутаций, которые происходят в различных направлениях, даже в тех случаях, когда они

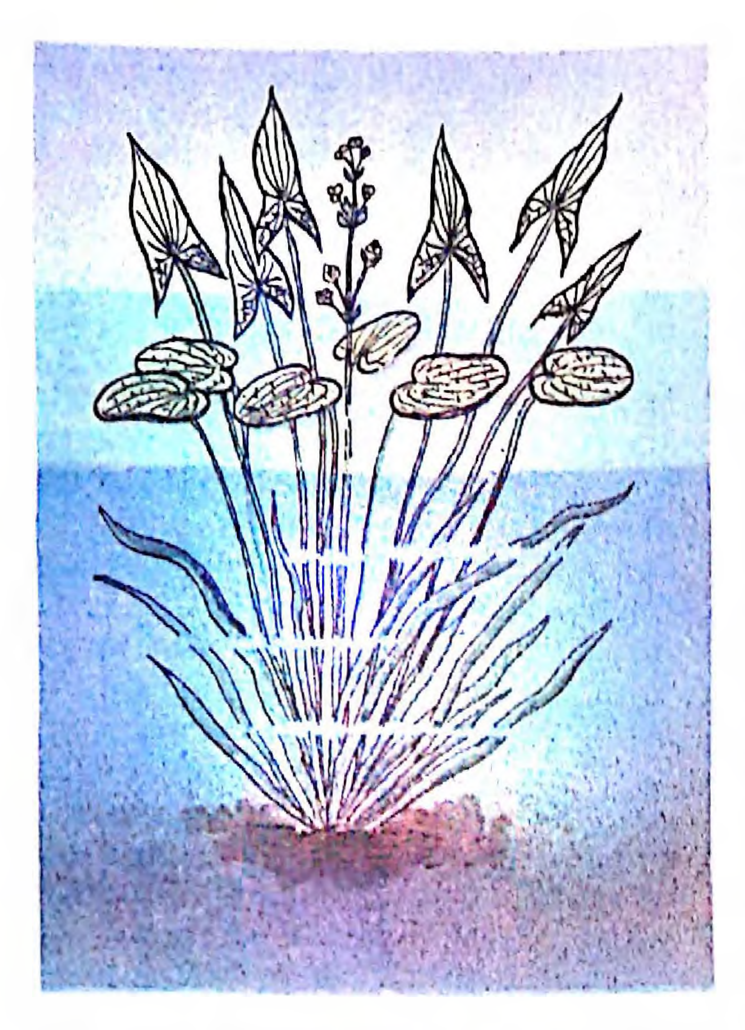


Рис. 104. Различные модификации листа у стрелолиста.

Формы листа — примеры прямого приспособления растения к разным средам (водной и воздушной)

вызываются одним агентом (температурой, химическим веществом, радиацией и т. д.). *Интенсивность модификационных изменений пропорциональна в определенной степени силе и продолжительности действия на организм фактора, ее вызывающего.* Степень развития мускулатуры в зависимости от частоты и интенсивности тренировок — убедительный пример, подтверждающий справедливость этого положения. В подавляющем большинстве случаев модификации представляют собой полезное для организмов приспособление, особенно в тех случаях, когда организмы достаточно регулярно сталкиваются с действующим фактором.

В некоторых случаях модификации не имеют приспособительного значения, а, напротив, представляют собой аномалии и даже уродства. Такие модификации получили название *морфозов.* Морфозы представляют собой результат резкого отклонения индивидуального развития организма от нормального пути. Например, обработка личинок и куколок насекомых высокими температурами приводит к появлению большого количества мух с измененной формой крыльев и туловища.

Ранее мутации и модификации противопоставлялись на том основании, что модификации не наследуются. Это утверждение неточно. На самом деле каждая модификация — следствие одной или нескольких мутаций, которые проявляются в фенотипе лишь при воздействии на развивающийся организм специфических внешних условий. Без этих условий модификация не возникает, а развивается так называемая *норма. И способность к развитию нормы, и способность к развитию модификации — результаты проявления генотипа в конкретных условиях.* Например, водное растение стрелолист образует три формы листьев: лентовидные (погруженные), почковидные (плавающие) и стреловидные (надводные). Фактор возникновения погруженных листьев — слабая освещенность; если посаженное на суше растение затенить, у него и в воздухе вырастут лентовидные листья (рис. 104). Близкие виды, растущие на большой глубине, утеряли способность к образованию надводных и плавающих листьев, у них модификация «лентовидные листья» стала нормой. Точно так же модификация «загар» под действием ультрафиолетовых лучей стала нормой на юге: южные европеоиды и негроиды уже

рождаются со смуглой или темной кожей. То, что у одной популяции или вида модификация, у другого становится нормой (и наоборот). *Во всех случаях наследуется не сам фенотип, а способность к его проявлению.*

? 1. Как отражается на проявление качественных и количественных признаков влияние факторов окружающей среды?

2. Приведите примеры, когда при одном и том же или близком генотипе резко может измениться фенотип под действием факторов среды.

3. Какое биологическое значение может иметь преобразование фенотипа без изменения генотипа?

4. Приведите примеры признаков с широкой и узкой нормой реакции. Как это может влиять на приспособление к условиям среды обитания?

5. Почему модификации в основном полезны для организма? Какую роль они играют в природе?

Глава VIII. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Один из сложнейших вопросов, стоящих перед биологией,— установить принципы, управляющие развитием живых организмов. По существу можно так сформулировать вопрос: каким образом из яйца возникает сложно устроенный живой организм или как реализуется генетическая программа в ходе индивидуального развития?

У прокариот путь от гена до признака короткий и регуляция активности генов осуществляется сравнительно просто (см. § 16). Другое дело — сложно устроенные многоклеточные организмы. У них регуляция активности генов, особенно в развитии, представляет собой чрезвычайно сложную систему разнообразных взаимодействий.

§ 41. Основные закономерности функционирования генов в ходе индивидуального развития

Дифференцировка и детерминация — Дифференцированная активность генов — Модели функционирования генома в процессе развития — Основные этапы эмбрионального развития

Дифференцировка и детерминация. Все диплоидные клетки многоклеточного организма за редким исключением содержат одинаковый набор генов. Однако известно, что клетки разных типов (см. §1), например нейроны и лейкоциты, разительно отличаются друг от друга. Причина столь существенных различий состоит в неодинаковой «настройке» и функционировании генов. Например, ген инсулина работает только в некоторых клетках поджелудочной железы, а ген гемоглобина — в определенных клетках крови. Существо процесса дифференцировки клеток в ходе эмбрионального развития состоит, следовательно, в формировании особого, специфичного для данной ткани состояния генетического аппарата клеток, являющихся потомками исходно не отличающихся, т. е. недифференцированных, клеток. *Дифференцировку можно определить как процесс формирования спе-*

цифических свойств у клеток в ходе индивидуального развития.

Исходный момент в процессе дифференцировки — перепрограммирование генома клеток-предшественниц, т. е. их *детерминация* (обусловленность) в определенном направлении развития. Явление детерминации охватывает, как правило, непродолжительный временной интервал, когда исходные клетки еще никак внешне не отличаются друг от друга, но решающее преобразование в настройке генов уже произошло и судьба клеток определена. Насколько глубоко влияние процесса детерминации, можно проследить на процессе определения пола у дафний (рис. 105). У этих животных пол определяется в момент созревания партеногенетических яиц (см. § 32), за 2—3 ч до начала их дробления. В нормальных условиях из таких яиц, как правило, появляются самки, при ухудшении условий существования появляются самцы. Существенно, что из одного и того же яйца может развиться как самка, так и самец, поскольку у этих животных определение пола происходит благодаря поступлению стимула извне. Процесс детерминации пола высвобождает у них одну из двух потенций: развитие по мужскому или женскому типу. Детерминация пола у дафний по своей сути есть выбор одной из двух стратегий индивидуального развития.

В организации хроматина ядра соматических клеток самок и самцов резко различаются. Эти изменения можно рассматривать как результат процесса детерминации.





Рис. 105. Морфофизиологические отличия самок и самцов дафний — результат определения пола на стадии созревания диплоидного партеногенетического яйца.

В выводковой камере видны эмбрионы, развивающиеся из партеногенетических яиц

Таким образом, в процессе детерминации благодаря действию факторов, внешних по отношению к геному или его части, происходит программирование развития в определенном направлении. Реализация этого процесса и есть *дифференцировка*, в ходе которой клетки приобретают совокупность свойств, типичных для определенной ткани или органа. Процессы дифференцировки и детерминации могут чередоваться, создавая сложный каскад процессов, столь характерных для индивидуального развития (онтогенеза) высших многоклеточных. Во многих случаях дифференцировка приводит к формированию у клеток специфического набора свойств, практически необратимого в ряду последующих клеточных поколений.

Дифференциальная активность генов. Уникальную возможность наблюдать активность генов непосредственно под микроскопом представляют политенные хромосомы (см. § 19) личинок некоторых насекомых. Благодаря тому, что политенные хромосомы состоят из множества (~1024) параллельно расположенных и точно конъюгирующих хроматид, они достигают в диаметре 50 мкм и в длину 1 мм. При небольшом увеличении легко наблюдать их поперечную исчерченность, так называемые *диски*. Изучение показало, что на политенных хромосомах часто обнаруживаются вздутия — *пуффы*, которые представляют собой активно работающие гены (рис. 106). Очень важно, что картина расположения пуффов и их размеры сильно меняются в ходе индивидуального развития. Таким образом, активация генов в онтогенезе и их последующая инактивация становятся объектом прямого наблюдения. В ряде случаев удалось точно установить, какие РНК

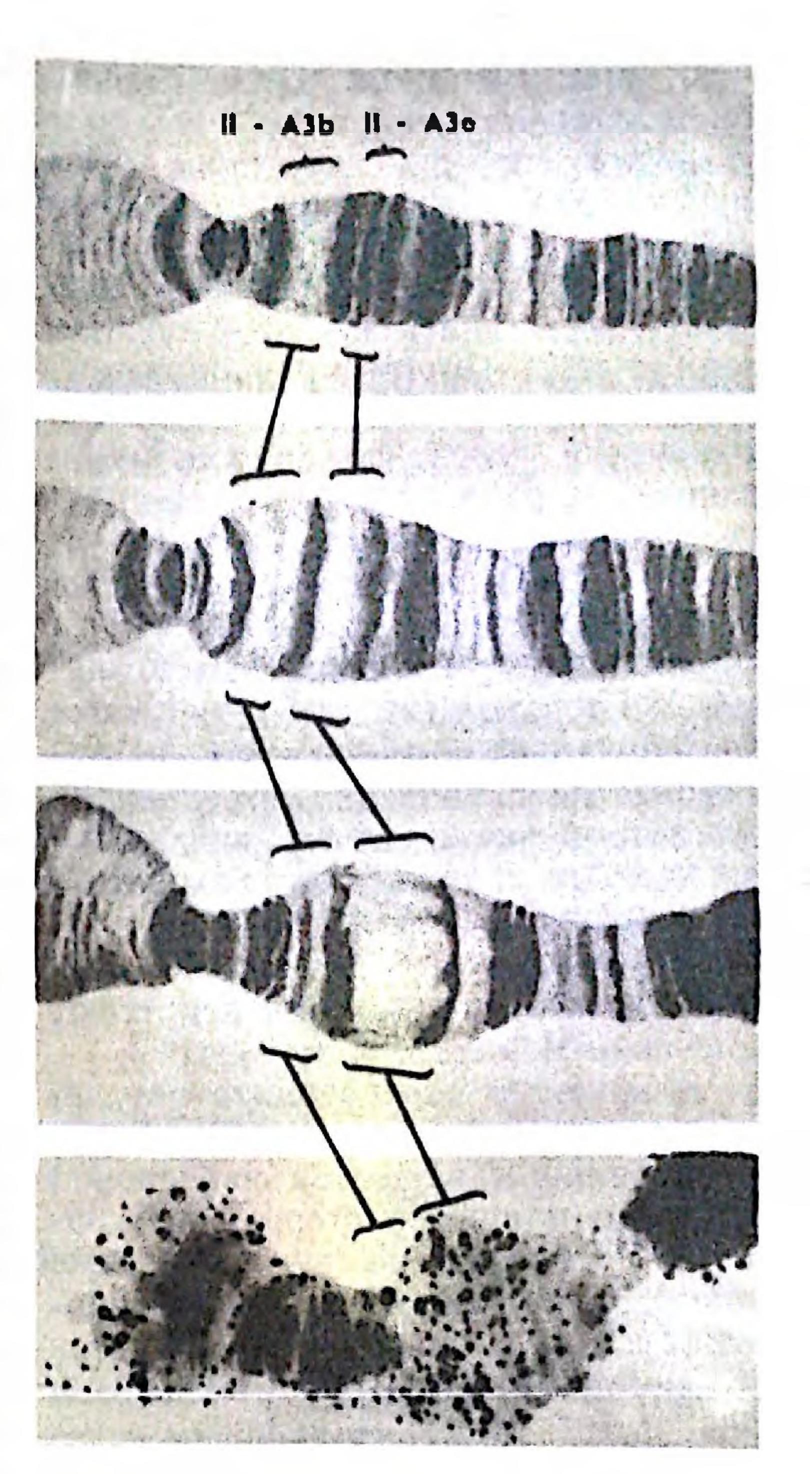


Рис. 106. Пуффы в политенных хромосомах хирономуса (личинках комара):
сверху вниз — личинка (пуфф выражен слабо); развитие (метаморфоз); в сильно развитом пуффе (идет интенсивный синтез и-РНК, о чем свидетельствует включение метки ^{3}H-уридин)

и белки вырабатываются конкретным геном и как осуществляется регуляция его активности.

Модели функционирования генома в процессе развития. Существуют два предположения об изменении функционирования генома в онтоге-

незе многоклеточных. Одно из них сводится к тому, что в самом начале развития все или почти все гены способны активно работать, а в процессе развития эта способность утрачивается и в каждом клеточном типе остаются активными только определенные гены. Другое предположение допускает возможность постепенного включения генов, не функционировавших на предыдущих этапах индивидуального развития.

У эукариотических организмов существуют свои механизмы регуляции генетической активности, отличные от оперонов (см. § 16), типичных для прокариот. Для эукариот, по-видимому, не характерно объединение группы функционально связанных генов в один оперон. Часто такие гены оказываются разбросанными по разным хромосомам. Мало распространена также индукция или репрессия конечным продуктом.

В качестве переносчиков регуляторных сигналов в геноме используются белки и вещества небелковой природы, например стероидные гормоны. Несмотря на существование общих принципов регуляции активности генов, по-видимому, не существует единого для всех генов механизма. Согласно современным представлениям, молекула регулятора, имея сродство к регуляторной зоне гена, прикрепляется к ней и может препятствовать посадке фермента РНК-полимеразы в операторной области гена, расположенной в непосредственной близости. В результате считывание данного гена оказывается невозможным. Отсутствие регуляторных молекул на соответствующих местах хромосом способствует активации определенных генов.

Основные этапы эмбрионального развития. Молекулярно-генетические процессы, характерные для начальных этапов онтогенеза, исследованы наиболее подробно у животных и протекают у них сходно. На рисунке 107 показано, как изменяется активность генов в ходе раннего эмбрионального развития лягушки. В процессе созревания яйцеклетки еще до оплодотворения идет активный синтез рибосомальных РНК, рибосом, и-РНК, необходимых для самых первых этапов развития. Запасенные в ходе оогенеза молекулы могут длительное время сохраняться и функционировать в эмбрионе. После оплодотворения формируется дипло-

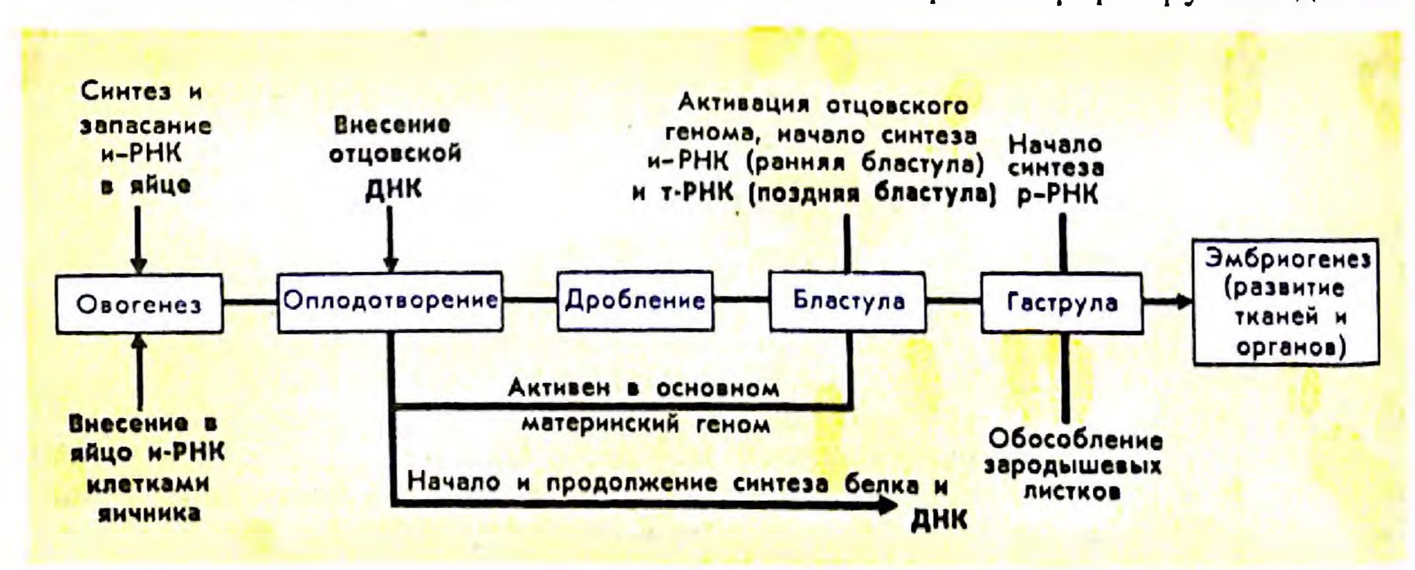


Рис. 107. Активность генов в ходе раннего эмбрионального развития лягушки

идный геном зиготы и начинается дробление. В этот период идет репликация ДНК, осуществляется синтез белка, однако за счет запасенных ранее молекул РНК и рибосом. Синтез новых молекул и-РНК блокирован по крайней мере на протяжении первых циклов дробления.

У различных организмов транскрипция активируется через разное время после начала дробления. Для лягушки этот период оценивается примерно в десять делений, а у мыши — в два деления. Первыми активируются гены, детерминирующие протекание основных метаболических процессов в клетке, или, как их иногда называют, «гены домашнего хозяйства». Позднее происходит постепенная активация генов, ответственных за тканеспецифические функции, и начинают возникать стволовые клетки, из которых позднее разовьются различающиеся друг от друга группы клеток, дающие начало органам и тканям. Процессы клеточной дифференцировки нарастают до тех пор, пока идет формирование важнейших органов, тканей, клеточных типов; позднее начинает преобладать генетически запрограммированное изменение темпов размножения клеточных клонов. Одни замедляют развитие или отмирают, другие активно размножаются. Взаимодействие клеточных масс в ходе индивидуального развития — сложнейший процесс, познание которого — одна из важных задач биологии развития.

?

1. Какие механизмы лежат в основе регуляции генной активности в процессе индивидуального развития?

2. Каковы перспективы управления генетическими механизмами индивидуального развития?

3. Какими особенностями обладают политенные хромосомы? Что позволяет наблюдать у них проявление активности генов?

4. Какую связь вы можете проследить между этапами эмбрионального развития и изменениями функционирования генома?

§ 42. Проявление генов в развитии. Плейотропное действие гена

Экспрессивность и пенетрантность — Плейотропное действие генов — Гены и признаки в развитии

Экспрессивность и пенетрантность. Проявление одного и того же гена может очень сильно изменяться у разных организмов. Это обусловлено, главным образом, влиянием генотипа данного организма и условиями внешней среды, в которых протекает онтогенез. Известный советский генетик Н. В. Тимофеев-Ресовский предложил называть изменчивость фенотипического выражения признака *экспрессивностью*. Степень фенотипической изменчивости многих мутантных генов велика и зависит от генов-модификаторов. Хорошим примером является изменчивость по степени выраженности белой пятнистости у черно-пестрого скота (рис. 108), которая определяется влиянием генов-модификаторов на основной ген пегости. Отбор животных, несущих определенные гены-модификаторы, оказывается необходимым для поддержания важных особенностей породы животных или сорта растений, как, например, белый пояс у свиней гэмпширской породы (рис. 109). К воспроизводству допускаются только животные, отвечающие требованиям жесткого стандарта.





Рис. 108. Изменчивость по выраженности белой пятнистости у черно-белого скота (пример изменчивости экспрессивности генов)

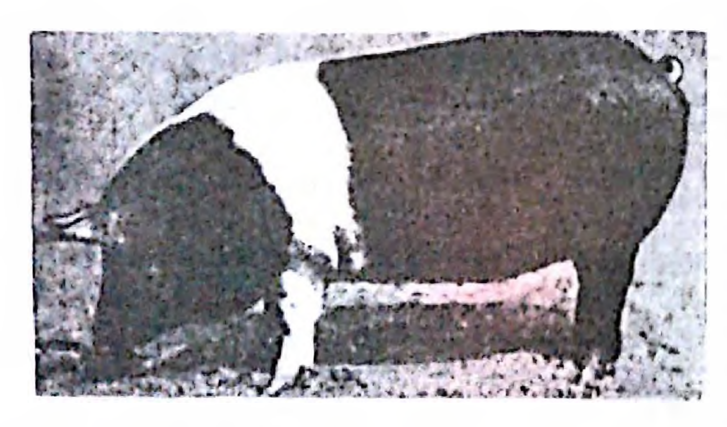


Рис. 109. Белый пояс у свиней гемпширской породы

Изменчивость фенотипического проявления признака может приводить к появлению не только количественных, но и качественных отличий. В этом случае мутантный ген может проявляться у одних индивидуумов и не проявляться у других. *Способность гена проявляться в фенотипе* Н. В. Тимофеев-Ресовский назвал *пенетрантностью* и предложил измерять ее по проценту особей с генотипом, проявляющим данный мутантный фенотип. Это значит, что если 80 особей из 100 с генотипом *Aa* имеют мутантный фенотип, то пенетрантность гена *A* равна 80%. На рисунке 110 представлены мыши, гетерозиготные по доминантному гену *Fu*, вызывающему искривление хвоста; одна из них имеет мутантный фенотип, другая — нормальный.

Пенетрантность генов может колебаться в широких пределах. Некоторые гены обладают полной (стопроцентной) пенетрантностью. У человека, например, к таковым принадлежат ген темной окраски радужной оболочки глаз и его рецессивный аллель, детерминирующий появление светлой окраски, которые всегда проявляются в строгом соответствии с менделевскими закономерностями. Необходимо отметить, что понятие «пенетрантность» применимо как к доминантным, так и к рецессивным мутациям, хотя у последних можно говорить только о пенетрантности гена в гомозиготном состоянии.

Для генов, характеризующихся варьирующей пенетрантностью, сильное влияние оказывает среда, в которой протекает развитие, и генотип индивидуума, т. е. набор генов-модификаторов. Например, пенетрантность гена, определяющего развитие зачаточных крыльев у дрозофилы, сильно зависит от температуры, в которой осуществляется развитие личинок и куколки.

Исследование закономерностей проявления генов в ходе индивидуального развития у различных орга-

низмов позволяет сделать важный вывод. *Даже в тех случаях, когда признак наследуется сравнительно просто и определяется одним основным геном, в формировании признака участвуют другие гены и значительное влияние оказывает внешняя среда.*

Нельзя упускать из виду, что варьирующая экспрессивность и особенно пенетрантность изучаемого признака может быть причиной, искажающей численные отношения фенотипических классов при расщеплении. Это обстоятельство необходимо учитывать, в противном случае неизбежны неточности и ошибки в определении характера наследования признака.

Плейотропное действие генов. Развитие генетических исследований позволило установить, что не только многочисленные генетические факторы и факторы среды влияют на проявление одного конкретного гена в ходе индивидуального развития, но и один ген способен оказывать влияние на работу многих генов и формирование большого количества признаков. Такое действие гена на процессы развития называют *множественным* или *плейотропным* (греч. pleion — множество и tropos — направление). Причины плейотропии понятны: продукты транскрипции любого гена поступают в клетку и могут быть использованы в различных переплетающихся друг с другом процессах развития и роста.

По способности оказывать плейотропное действие гены резко отличаются друг от друга. Не всегда просто установить, от чего это зависит, хотя можно указать как минимум одну важную причину. Это — раннее включение гена в ходе индивидуального развития, благодаря чему многие процессы, протекающие позднее, испытывают на себе влияние данного гена. Рассмотрим примеры плейотропного действия гена. У мышей ген *p* в гомозиготном состоянии не только

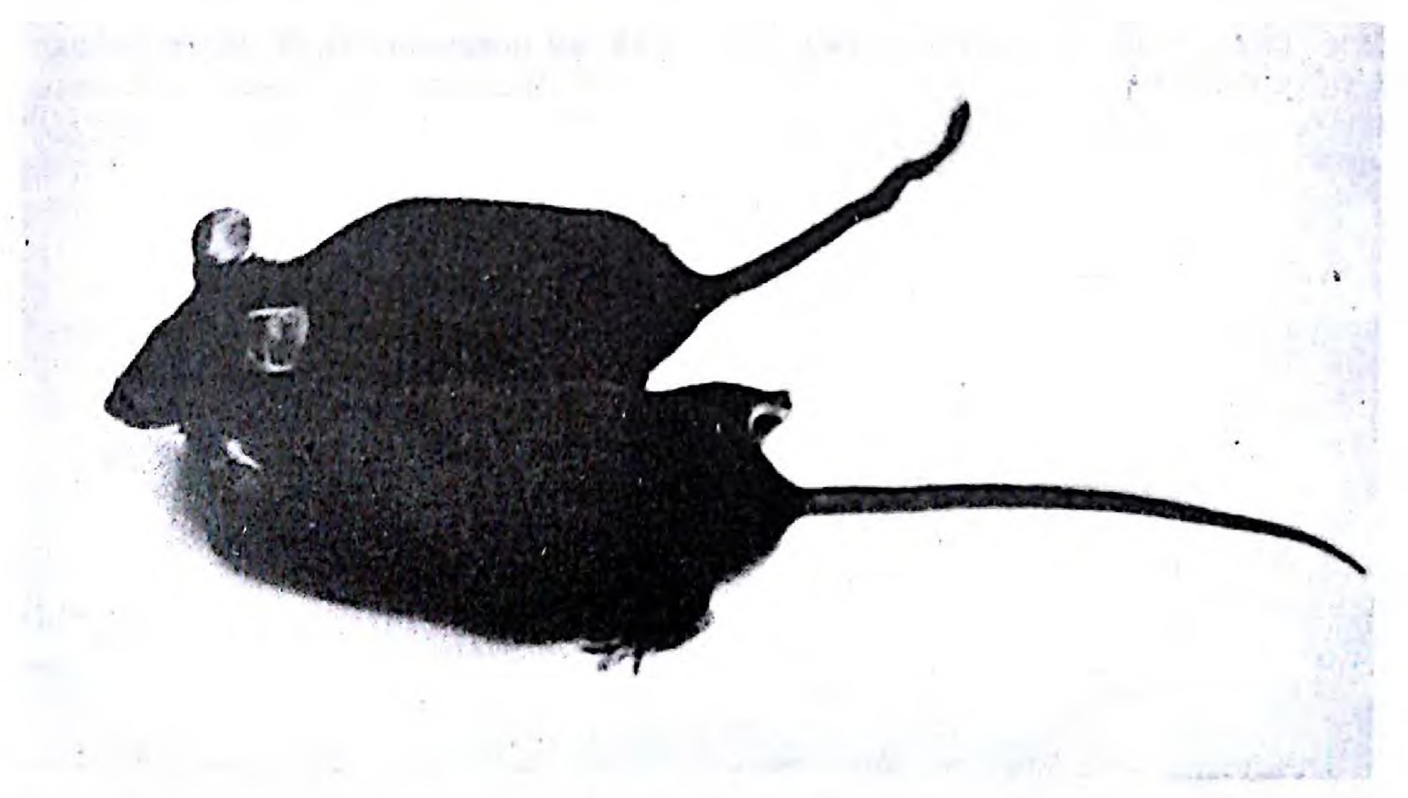


Рис. 110. Мыши, гетерозиготные по доминантному гену Fu, вызывающему искривление хвоста (пенетрантность гена)



Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (1900—1981) — отечественный биолог, генетик, эволюционист. Ему принадлежат известные работы в области популяционной и радиационной генетики, экологии. Н. В. Тимофеев-Ресовский был одним из инициаторов молекулярно-генетических исследований в 30—40-х годах

приводит к появлению розовой окраски радужной оболочки глаз, но и обусловливает снижение интенсивности роста, нарушение поведения животных, затруднение пережевывания пищи вследствие ненормального стирания зубов, ослабление материнского инстинкта, преждевременное наступление бесплодия и т. д. У растений мутации, затрагивающие синтез хлорофилла, приводят к ослаблению зеленой окраски листьев и стеблей, а также вызывают изменение высоты растения, количества и размеров листьев и цветков, продолжительности развития, продукции семян или спор и т. д.

Гены и признаки в развитии. Изложенные выше факты указывают, что практически любой ген оказывает влияние на многие гены и что в формировании любого признака, как правило, принимают участие более одного гена. Следовательно, путь от гена до признака сложен даже в простых случаях. По этой причине до настоящего времени крайне редки случаи, когда удалось проследить этот путь от начала до конца. Даже при детальном знании всех генетических, биохимических и физиологических процессов всегда существует большая неопределенность в формировании признака, вызванная внешними факторами и случайными процессами. Это означает, что если бы можно было многократно описать развитие организма из одной и той же зиготы в одинаковых условиях, результат мог бы оказаться различным. Изучение клонов растений, животных, а также однояйцевых близнецов у человека позволило выявить, что, несмотря на полное генетическое сходство организмов и идентичность условий среды, обнаруживаются отличия. Более того, отличия обнаруживаются даже в пределах одного организма. Большое внимание этим фактам придавал Б. Л. Астауров, который продемонстрировал, что асимметрия в проявлении мутантных признаков на правой и левой сторонах тела у дрозофилы — результат колебаний микроусловий развития.

Таким образом, *индивидуальное развитие организмов — результат точного баланса генов, реагирующего на многочисленные сигналы внешней среды. Нарушение этого баланса (возникновение разнообразных мутаций или существенные изменения условий развития) изменяет нормальный ход онтогенетических процессов.*

? 1. От чего зависит фенотипическая изменчивость признака? Какие примеры экспрессивности вы можете привести?

2. Какое влияние может оказать варьирующая экспрессивность и пенетрантность на проявление признака в фенотипе?

3. На чем основывается множественное действие генов и как плейотропный эффект влияет на формирование признаков организма?

4. Как вы понимаете высказывание, что признак формирует не один ген, а весь генотип и влияние среды?

§ 43. Летальные мутации

Общая характеристика летальных мутаций — Мутация «желтая мышь» — Белая грузинская мутация у лисиц

Общая характеристика летальных мутаций. *Летальные мутации* вызывают такие изменения в развитии, которые несовместимы с жизнедеятельностью. Доминантные летальные гены трудны для изучения, и сведения о них ограниченны. Напротив, гены с рецессивным летальным действием изучены гораздо лучше. Известно множество рецессивных летальных мутаций у различных организмов, которые никак не проявляют себя фенотипически. Существует также очень много доминантных мутаций, имеющих в гетерозиготном состоянии четко отличающийся от нормы фенотип, которые в гомозиготном состоянии вызывают летальный эффект. Фаза летального действия, т. е. время, когда мутантный ген реализуется, существенно варьирует: от самых первых этапов эмбрионального развития до периода полового созревания. В некоторых случаях летальные гены могут иметь более одной фазы летального действия. Это означает, что ген или его продукты могут несколько раз активно работать и использоваться в ходе онтогенеза. Летальный эффект одних мутантных генов проявляется всегда, другие показывают существенную зависимость от условий среды.

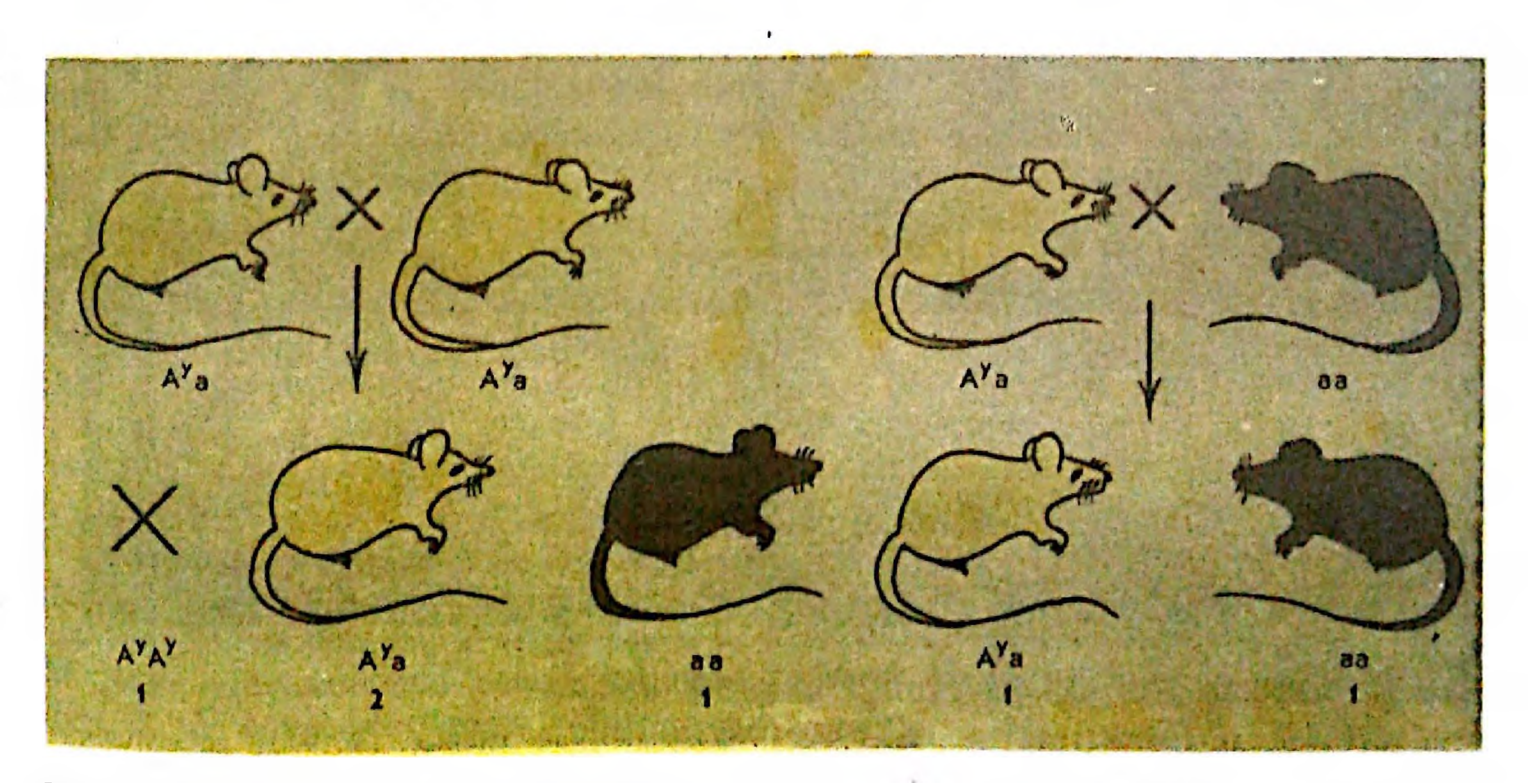


Рис. 111. Наследование и летальный эффект гена, определяющего желтый цвет у мышей



Рис. 112. Мутация белой грузинской окраски у лисиц:

сверху вниз — гетерозиготная лисица ($W^g w$); гомозиготная лисица ($W^g W^g$); расщепление в потомстве от скрещивания гетерозигот ($W^g W$); на с. 209 третий слева щенок, гомозиготный ($W^g W^g$)



Мутация «желтая мышь». Вскоре после переоткрытия законов Менделя В. Бэтсон обнаружил, что при скрещивании желтых мышей между собой в потомстве наблюдается расщепление на желтых и черных в отношении 2:1. Возвратное скрещивание желтых мышей на черных давало отношение 1:1 (рис. 111). Исследования привели к заключению, что желтые мыши гетерозиготны по доминантной мутации. Гомозиготные мыши гибнут на 3—5-й день развития на стадии бластоцисты или до имплантации, или вскоре после нее. Таким образом, стало ясно, что расщепление 2:1, наблюдавшееся при скрещивании гетерозигот, представляет собой искаженное соотношение 3:1. Мутация «желтая мышь» — классический пример доминантного аутосомного гена с рецессивным летальным эффектом, реализующимся на ранней стадии развития.

Мутации, характеризующиеся в гомозиготном состоянии летальным эффектом, далеко не всегда фенотипически проявляются у гетерозигот. К их числу относится комплекс рецессивных t-мутаций у мышей, локализованных в аутосоме. Одной из самых ранних мутаций у млекопитающих является мутация t^{12}, вызывающая гибель гомозигот уже на стадии морулы (~20—30 клеток). Гетерозиготные животные $\frac{T}{t^{12}}$ имеют нормальный фенотип и жизнеспособность.

Белая грузинская мутация у лисиц. Некоторые мутации имеют несколько выраженных фаз летального



Рис. 113. Хлорофильная мутация альбина (albina) у клевера



Уильям Бэтсон (1861—1926) — английский биолог и генетик. Основные научные работы посвящены изучению генетических основ наследования. Противник наследования приобретенных признаков; сторонник учения о чистоте гамет

действия. К их числу относится белая грузинская мутация у лисиц, характеризующаяся аутосомным доминантным типом наследования (рис. 112). При скрещивании гетерозиготных животных между собой практически все гомозиготные потомки гибнут на доимплантационной стадии. Попытка экспериментально повлиять на жизнеспособность гомозигот увенчалась успехом. При резком искусственном увеличении длины светового дня большинство гомозиготных эмбрионов оказались жизнеспособными. Однако через 3—4 недели после рождения гомозиготные белые щенки начинали резко отставать в росте, развитии и гибли от истощения. Не чаще чем в 1% случаев гомозиготные белые лисицы доживали до 2—3-летнего возраста.

Летальные мутации обнаруживаются не только у животных. Наглядный пример, иллюстрирующий летальное действие генов у растений,— явление хлорофилльных мутаций (рис. 113). У гомозиготных по хлорофилльной мутации растений нарушен синтез молекул хлорофилла. Такие растения развиваются до тех пор, пока запасы питательных веществ в семени не иссякают, поскольку они не способны к фотосинтезу.

? 1. Какие мутации можно назвать летальными? Что отличает их от других мутаций?

2. Какие примеры летальных мутаций вы можете привести?

3. Как вы думаете, можно ли влиять на развитие организма, несущего летальную мутацию, фактором внешней среды?

§ 44. Особенности проявления X-хромосомы у самок млекопитающих

Активация *X*-хромосомы млекопитающих — Цикл *X*-хромосомы у самок млекопитающих

Активация *X*-хромосомы млекопитающих. Механизмы регуляции онтогенетических процессов особенно сложны у высших животных. Примером может быть изменение активности *X*-хромосомы в процессе развития млекопитающих, у которых баланс генов имеет очень важное значение. Появление дополнительной хромосомы или утрата одной из хромосом вследствие предшествовавших нарушений мейотического процесса приводят к гибели организма или очень резко влияют на его жизнеспособ-

ность. В то же время самки и самцы, как известно (см. § 33), существенно отличаются по набору половых хромосом: XX у самки и XY у самца. Важно при этом, что размеры Y-хромосомы очень невелики и она почти не содержит активно работающих генов. В ходе эволюции для устранения сложившейся диспропорции между представителями двух полов возник очень своеобразный механизм компенсации различий в дозе генов в X-хромосомах самок и самцов млекопитающих — инактивация одной X-хромосомы у самок. Благодаря существованию этого механизма суммарная активность большинства генов X-хромосомы у самцов и самок млекопитающих очень близка. Аргументом в пользу высказанного предположения служит факт хорошей жизнеспособности и даже плодовитости самок мышей, имеющих генотип $X0$, т. е. несущих только одну X-хромосому.

Другой факт состоит в том, что в ядрах соматических клеток самок некоторых млекопитающих обнаружены тельца полового хроматина. Они представляют собой неактивную плотно конденсированную X-хромосому. Особенно хорошо это явление прослеживается в эпителиальных клетках женщин. По имени первооткрывателя такие глыбки хроматина в ядрах соматических клеток получили название *тельца Барра* (рис. 114). Важной экспериментальной подсказкой, позволившей понять основные закономерности поведения X-хромосомы у самок млекопитающих, было изучение мутаций, локализованных в X-хромосоме у мышей и влияющих на окраску шерсти. Характер наследования и фенотипического проявления этих мутаций очень похож на описанный выше тип наследования окраски шерсти у ко-

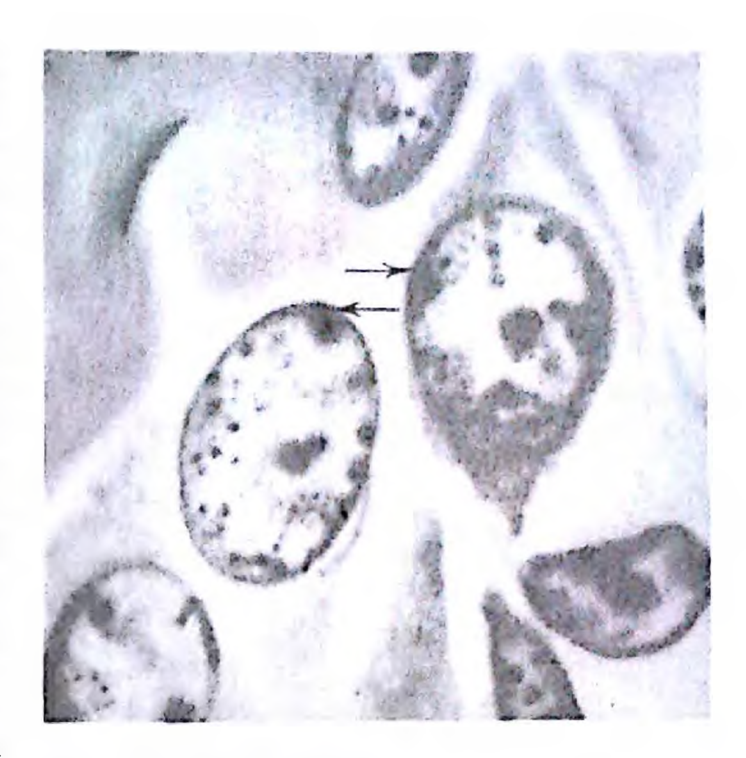


Рис. 114. Тельца Барра

шек (см. § 33). Появление черепаховой окраски у кошек и подобных типов пигментации шерсти у мышей обусловлено смешением волосков различного цвета. Английская исследовательница М. Лайон высказала гипотезу, которую называют гипотезой «одной активной X-хромосомы у самок млекопитающих». Появление черепаховой окраски у кошек, имеющих генотип $X^B X^b$, в рамках этой гипотезы получает простое объяснение: в части пигментных клеток активна хромосома X^B, и в этом случае формирующийся волос имеет черный цвет, а в других клетках активна хромосома X^b, и тогда образуется рыжий волос. Таким образом, в ядре любой соматической клетки самок млекопитающих активна только одна X-хромосома. Гетерозиготность по генам, локализованным в X-хромосоме, вызывает мозаичность каких-либо свойств или признаков организма, например окраски.

Цикл X-хромосомы у самок млекопитающих. Многочисленные исследования позволили установить спра-

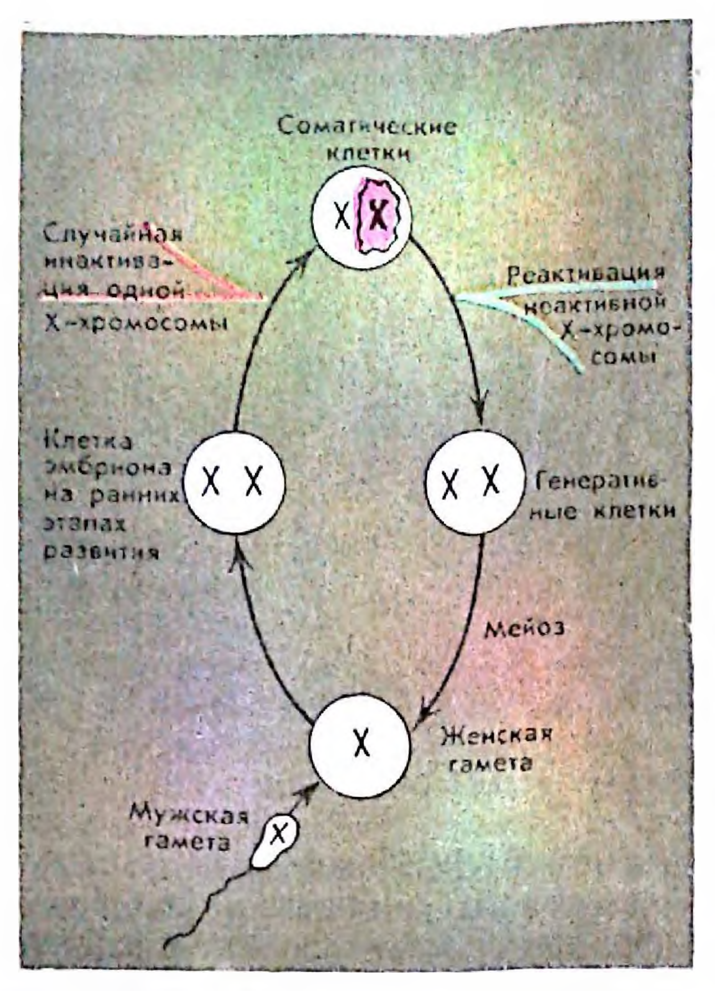


Рис. 115. Цикл X-хромосомы у самок млекопитающих

ведливость гипотезы М. Лайон. Действительно, в ядре каждой соматической клетки тела самок млекопитающих одна X-хромосома активна, а другая инактивирована и находится в гетерохроматиновом состоянии. *Гетерохроматин* и *эухроматин* — два различных состояния хроматина, хорошо различимых под микроскопом при окрашивании специальными красителями. Эухроматин представляет собой менее интенсивно окрашиваемое и деконденсированное состояние хроматина. Переход в гетерохроматиновое состояние — результат сильной конденсации и спирализации целой хромосомы или ее части. В таком состоянии хромосома не способна осуществлять процессы транскрипции, т. е. генетически инертна.

Детальное изучение явления позволило установить, что на самых ранних стадиях эмбрионального развития у самок млекопитающих активны обе X-хромосомы. Затем быстро осуществляется последовательный процесс случайной инактивации, т. е. выключение одной из X-хромосом в формирующихся тканях зародыша. После этого во всех клетках женского эмбриона одна X-хромосома инактивирована, а другая активна. Клетки яичников, т. е. генеративная ткань, также содержат одну активную X-хромосому. Позднее в ходе дифференцировки наступает момент, когда в генеративных клетках происходит восстановление активности обеих X-хромосом. Этот момент совпадает у мышей с началом профазы мейоза. Далее в женских, а также в мужских гаметах X-хромосома находится в потенциально активном состоянии. После оплодотворения начинается процесс дробления, и на самых ранних его этапах у самок активны обе X-хромосомы. Затем следует случайная инактивация одной из них и цикл X-хромосомы замыкается (рис. 115).

Мы подробно рассмотрели явление активации и инактивации X-хромосомы и локализованных в ней генов потому, что дифференциальная активность многих других генов в развитии у различных организмов может быть основана на подобных процессах активации генов на одних стадиях онтогенеза и инактивации на других стадиях.

? 1. Как влияет на фенотип организма активность одной X-хромосомы у самок млекопитающих?

2. Расскажите об изменении активности X-хромосом у самок млекопитающих в процессе эмбрионального развития.

3. Почему коты с черепаховой окраской, в отличие от кошек, практически не встречаются?

§ 45. Наследование дифференцированного состояния клеток. Химерные и трансгенные организмы

Взаимодействие ядра и цитоплазмы — Устойчивость дифференцированного состояния клеток — Обратимость дифференцированного состояния клеток — Гормоны и действие генов — Химеры — Трансгенные организмы

Взаимодействие ядра и цитоплазмы. Из предшествующего материала следует, что отличия в свойствах клеточных типов, формирующихся в ходе индивидуального развития,— результат дифференциальной активности генов. Однако если бы среда в яйце была однородной, то трудно было бы представить, как формируются эти различия, например как возникают различия между бластомерами уже на самых ранних этапах развития. И действительно, цитоплазма яйца представляет собой очень сложную смесь веществ, многие из которых распределены неравномерно. Таким образом, гены, заключенные в ядрах клеток-бластомеров, неизбежно оказываются в неодинаковом цитоплазматическом окружении. Вероятно, по этой причине в разных бластомерах активируются разные наборы генов, что, в свою очередь, создает новое цитоплазматическое окружение. Так запускается сложная цепь последовательных взаимодействий между ядрами и цитоплазмами многочисленных клеточных типов, возникающих в ходе развития многоклеточного организма. Важно отметить, что факторы внешней среды также оказывают постоянное и существенное влияние на ход индивидуального развития. Суть происходящих процессов сводится, вероятно, в значительной степени к обмену молекулами между ядром и цитоплазмой. Хорошо известно, что из ядра в цитоплазму поступают разнообразные молекулы и-РНК, т-РНК и р-РНК, а также некоторые белки. Обратный поток веществ тоже существует, и важную роль в нем играют белковые молекулы.

Устойчивость дифференцированного состояния клеток. Свойства, приобретаемые клетками в процессе дифференцировки, очень стабильны и наследуются в последующих клеточных поколениях. Сохранение свойств, характерных для определенных клеточных типов в организме, объясняют влиянием на эти клетки окружающих тканей, а также гормонов и других факторов. Однако в дифференцированных клетках работают и внутренние механизмы поддержания данного состояния. Особенно наглядно это прослеживается при культивировании клеток в искусственных условиях вне организма. Клетки эпителия, соединительной ткани, печени и других типов долго сохраняют характерную форму. Культивируемые в искусственных условиях клетки сетчатки глаза длительное время не утрачивают способность нарабатывать пигмент.

Обратимость дифференцированного состояния клеток. Важные результаты были получены при изучении поведения соматических клеток некоторых растений в пробирках с искусственными средами. Например, клетки моркови размножаются и образуют конгломерат клеток, в котором протекают процессы дифференцировки, подобные естественно протекающим. Далее появляется корневая система, начинается рост стеб-

ля, листьев, и в итоге формируется совершенно полноценное растение. Подобные результаты получены в ходе экспериментов по пересадке ядер соматических клеток головастиков и даже взрослых лягушек в яйцеклетку. Прогресс техники таких экспериментов позволяет получать головастиков из яйцеклеток, в которые пересажены ядра соматических клеток лягушки (рис. 116).

Результаты исследований свидетельствуют, что ядра дифференцированных клеток содержат полный комплект генов, свойственных данному организму. Исследование хромосом из соматических клеток также не выявило каких-либо отличий от набора хромосом, типичного для зиготы. Другое заключение, вытекающее из таких экспериментов, состоит в том, что, несмотря на устойчивость дифференцированного состояния соматических клеток и их ядер, реально существует возможность их возврата к исходному недифференциальному состоянию. Различия, возникающие при дифференцировке клеток и передающиеся в ряду клеточных поколений, главным образом связаны не с изменением структуры генома, а со стабильными, но обратимыми изменениями состояния многих генов. Механизмы изменения состояния генов сложны и в настоящее время активно изучаются.

Гормоны и действие генов. Исключительно важную роль в создании и поддержании определенного спектра активности генов играют гормоны и некоторые биологически активные вещества. Установлено, что гормоны выполняют роль *генетических индукторов*, т. е. обладают способностью включать и выключать различные гены. Гормоны действуют избирательно: каждый гормон имеет определенный спектр действия, т. е. влияет только на данный тип клеток, что связано с особенностями строения клеточных мембран. Попадая в *клетку-мишень*, молекулы гормона запускают сложный цикл биохимических реакций, который завершается, например, активацией соответствующего гена, его интенсивной транскрипцией и трансляцией. В результате в клетке нарабатывается какой-либо фермент или белок, имеющий иные, не ферментативные функции. Таким образом, клетка обретает способность выполнять определенную работу либо изменяет свою структуру.

Химеры. Широкие возможности глубже понять роль генов в дифференцировке клеток и в регуляции

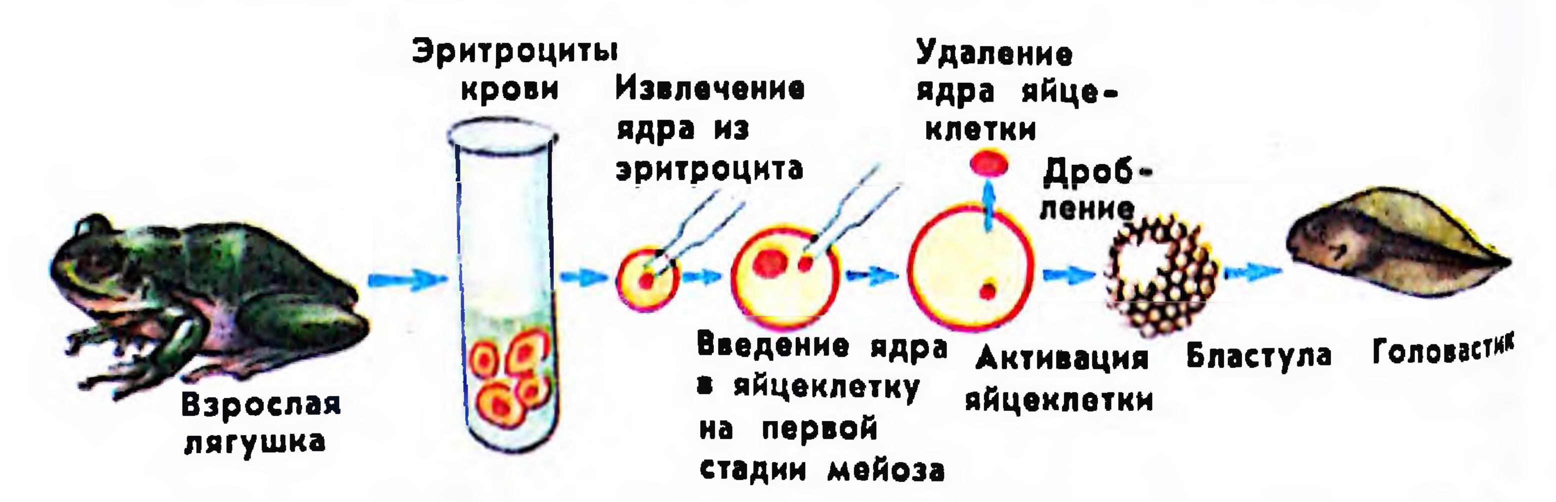


Рис. 116. Пересадка ядер соматических клеток в яйцеклетку и получение головастика (пример обратимости дифференцированного состояния клетки)

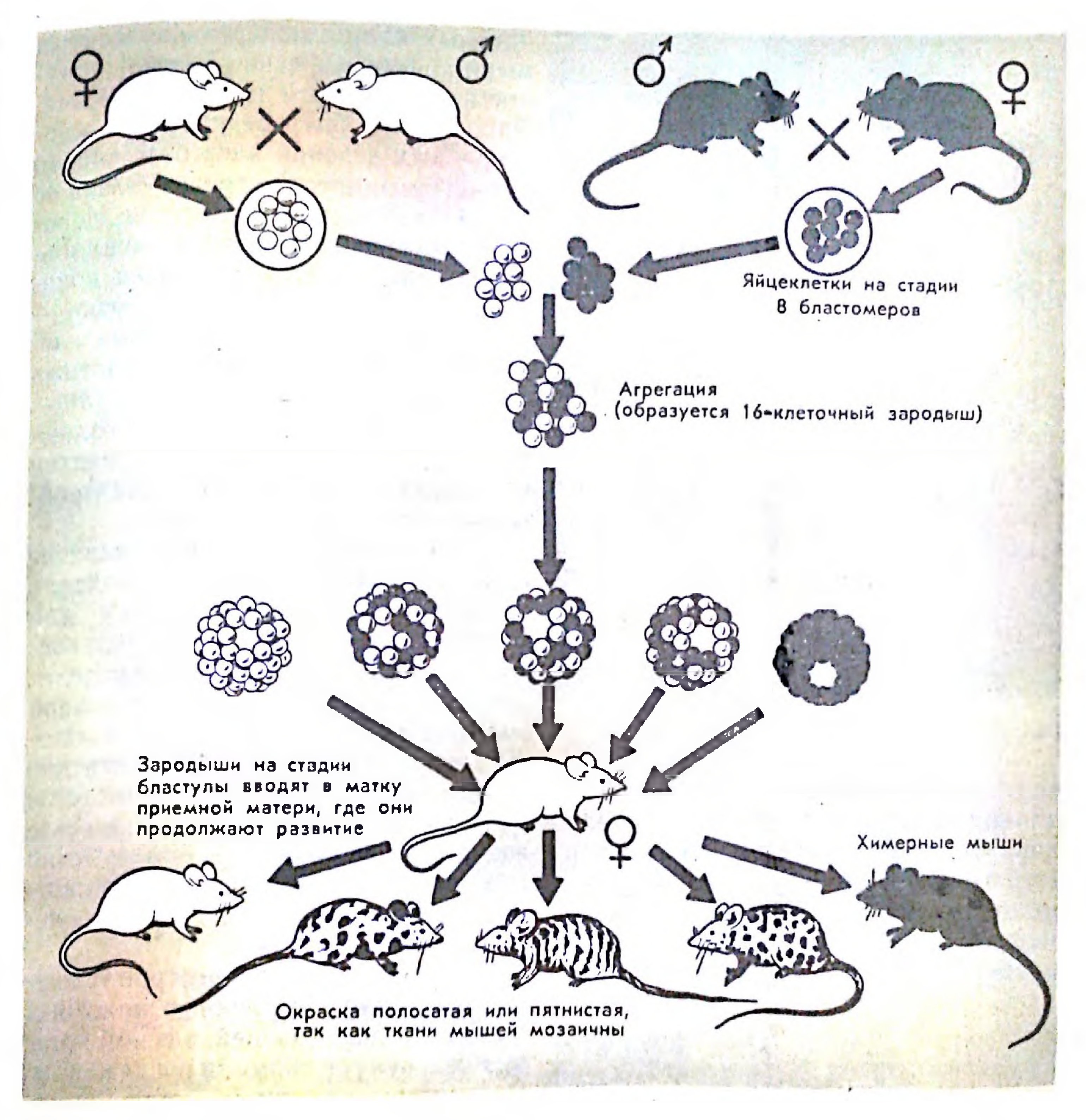


Рис. 117. Схема получения химерных мышей

взаимодействий между клетками в процессе развития дают *химерные* и *трансгенные* животные. Развитие экспериментальных методов в последнее время сделало возможным получать совершенно необычных животных, которые несут гены не только одного отца и одной матери, но и большего количества предков.

Химерные животные — это генетические мозаики, образующиеся в результате объединения бластомеров от эмбрионов с разными генотипами (рис. 117, 118). Получение таких эмбрионов осуществляется во многих лабораториях. Принцип получения химер сводится главным образом к выделению двух или большего числа ранних зародышей и их слиянию. В том случае, когда в генотипе



Рис. 118. Химерное животное овца-коза

зародышей, использованных для создания химеры, есть отличия по ряду характеристик, удается проследить судьбу клеток обоих типов. С помощью химерных мышей был, например, решен вопрос о способе возникновения в ходе развития многоядерных клеток поперечнополосатых мышц. Теоретически можно допустить два варианта их возникновения. Один может быть результатом многократных делений ядер без деления цитоплазмы, другой вариант связан со слиянием одноядерных клеток. Используя химерных мышей и специальные методы анализа ферментов, доказали, что многоядерные клетки — результат слияния одноядерных клеток. Изучение химерных животных позволило решить немало трудных вопросов, и в будущем благодаря применению этого метода появится возможность решать сложные проблемы генетики и эмбриологии.



Рис. 119. Мышь, в геном которой встроен ген гормона роста крысы (*крайняя слева*)

Трансгенные организмы. Развитие генной инженерии (см. § 24) создало принципиально новую основу для конструирования последовательностей ДНК, нужную исследователю. Успехи в области экспериментальной эмбриологии позволили создать методы введения таких искусственно созданных генов в ядра яйцеклеток или сперматозоидов. В результате возникла возможность получения *трансгенных животных*, т. е. животных, несущих в своем геноме чужеродные гены.

Одним из первых примеров успешного создания трансгенных животных было получение мышей, в геном которых встроен ген гормона роста крысы. Некоторые из таких трансгенных мышей росли быстро и достигали размеров, существенно превышавших контрольных животных (рис. 119). Принципиальная схема экспериментов по получению трансгенных животных представлена на рисунке 120. В настоящее время интерес к трансгенным животным очень велик. Это объясняется двумя причинами. Во-первых, возникли широкие возможности для изучения работы чужеродного гена в геноме орга-

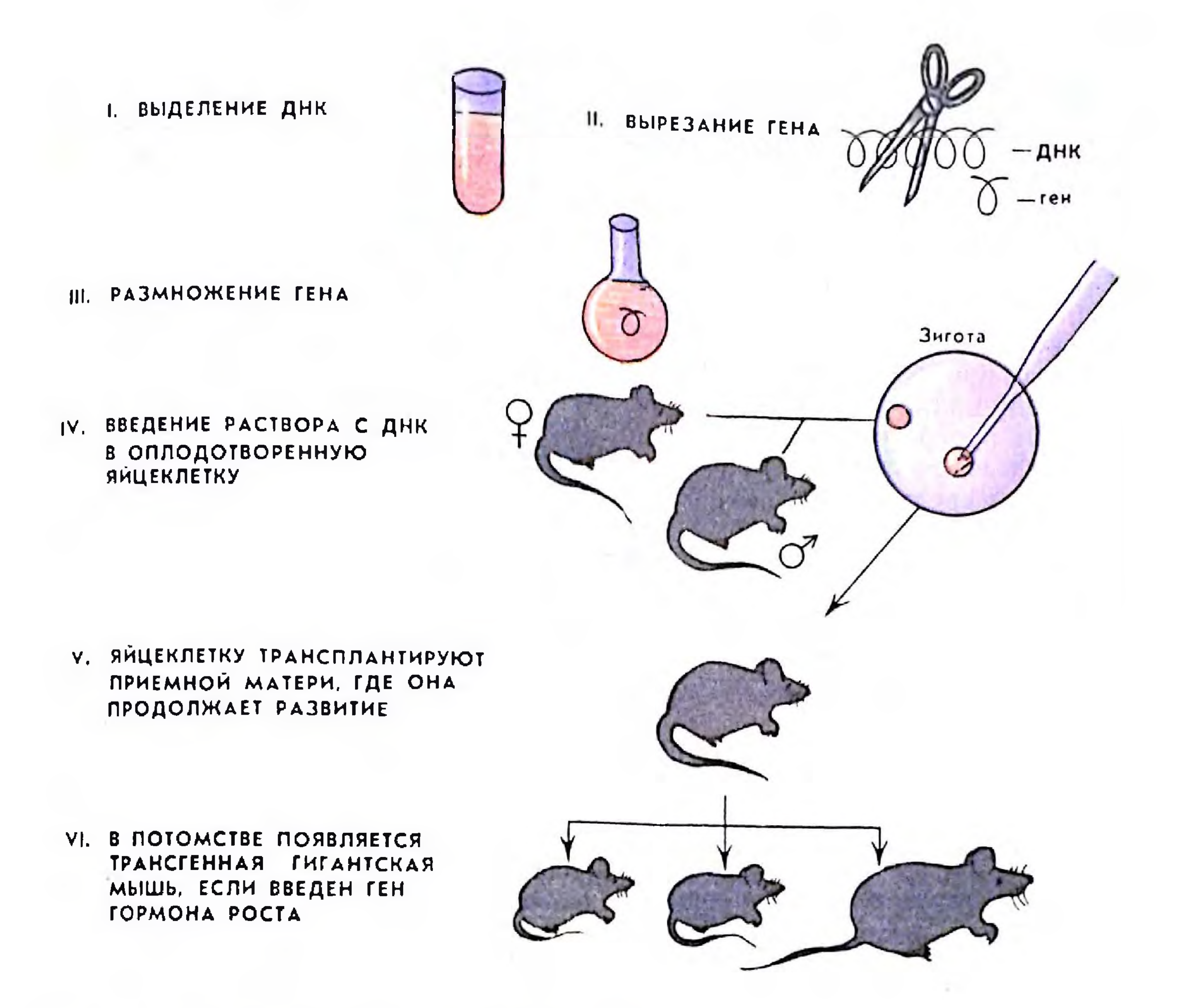


Рис. 120. Схема получения трансгенных мышей

низма-хозяина, в зависимости от места его встраивания в ту или иную хромосому, а также строения регуляторной зоны гена (см. § 24). Работы в этом направлении несут важную информацию о регуляции активности генов в ходе индивидуального развития. Во-вторых, трансгенные сельскохозяйственные животные могут представлять в будущем интерес для практики.

?

1. Какой механизм лежит в основе дифференциации клеток и тканей во время эмбрионального развития организма?

2. Какую связь между активностью генов и концентрацией гормонов можно назвать?

3. Какие вопросы можно решить, проводя опыты с химерными организмами?

4. Какие перспективы открываются перед учеными, создающими трансгенных животных? Какие области человеческой деятельности это может затронуть?

§ 46. Иммуногенетика

Иммунитет — Разнообразие иммуноглобулинов — Генетические основы разнообразия иммуноглобулинов

Иммунитет. Явление иммунитета, в наибольшей степени выраженное у высших позвоночных, представляет собой исключительно сложный и многоэтапный процесс дифференцировки клеток, идущий в соответствии с генетической программой и непредвиденными изменениями внешней и внутренней среды организма. В чем суть иммунитета? Она состоит в том, что спустя некоторое время после первого попадания какого-либо возбудителя в организме формируется специфическая реакция против возбудителя, приводящая к его уничтожению.

Существуют два основных пути, по которым протекает иммунный ответ. Один из них связан с появлением клеток, способных распознать и уничтожить возбудителя, другой — с синтезом и появлением в крови белковых молекул, называемых *иммуноглобулинами* или *антителами*. Антитела способны связываться с антигенами — чужеродными молекулами, в ответ на которые они возникли, нейтрализуя их вредное действие. Важно отметить, что при повторной встрече организма с тем же возбудителем и такими же антителами иммунный ответ развивается очень быстро и надежно предохраняет организм от опасных болезней. Прививки против некоторых возбудителей, сделанные в детстве, обеспечивают высокую гарантию не заболеть соответствующими заболеваниями вплоть до глубокой старости.

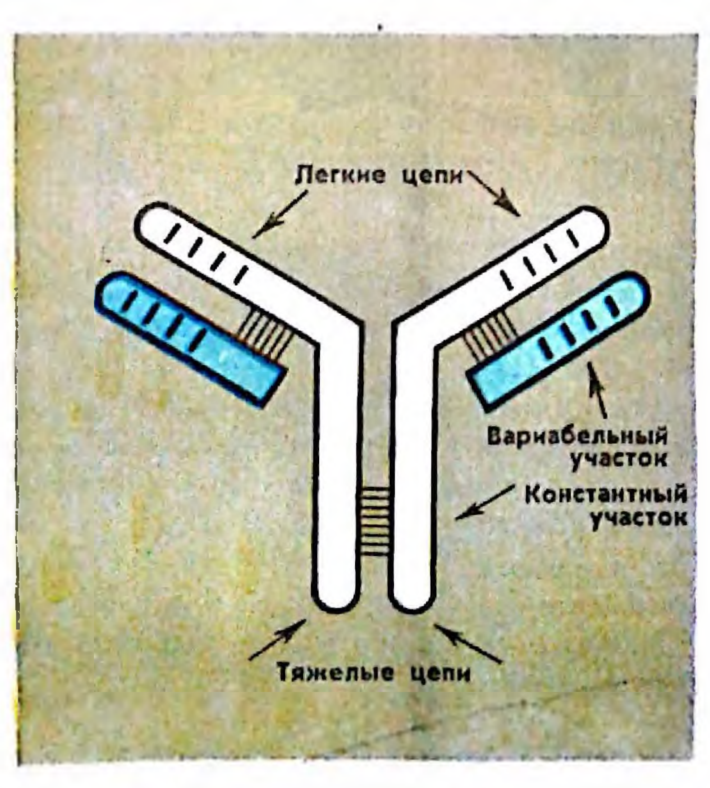


Рис. 121. Строение молекулы иммуноглобулина

Разнообразие иммуноглобулинов. Поразительное свойство иммунной системы высших позвоночных состоит в том, что в ответ на любой необычный антиген в организме появляются точно соответствующие ему молекулы антител. Возникает вопрос: как в организме могут синтезироваться молекулы антител, если ни он сам и никто из его предков никогда не встречался с подобным антигеном? Ведь известно, что молекулы любого белка (в том числе иммуноглобулинов) синтезируются на матрице и-РНК, которой должна соответствовать определенная последовательность ДНК. Невероятно предположение о существовании генов, ответственных за синтез антител, точно соответствующих каким-либо химическим соединениям, например искусственно созданным на заводе или в лаборатории. Столь же удивительно появление антител к какому-либо новому вирусу, с которым ранее данный вид никогда не встречался. Самое поразительное то, что число

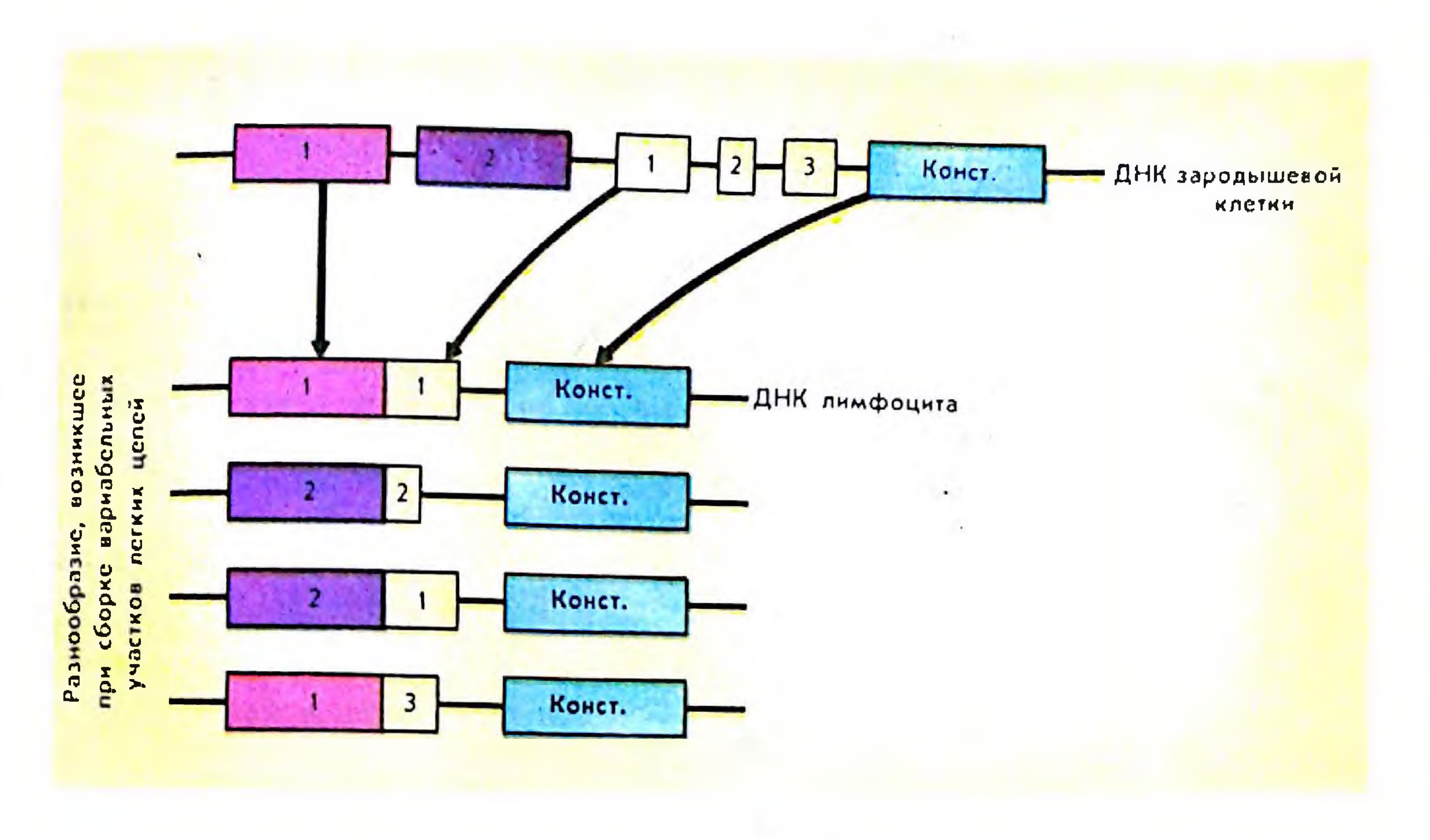


Рис. 122. Схема сборки (конструирования) генных фрагментов легких цепей на первом этапе дифференцировки лимфоцита

таких генов должно быть исключительно велико. Между тем размер любого генома ограничен.

Генетические основы разнообразия иммуноглобулинов. Молекулы иммуноглобулинов (антител) синтезируются клетками крови — лимфоцитами и состоят из двух тяжелых и двух легких цепей полипептидов, соединенных вместе химическими связями. Тяжелые цепи гораздо длиннее коротких, и их молекулярная масса, естественно, больше. Каждая цепь имеет в своем составе постоянный и вариабельный, т. е. изменяющийся, участок (рис. 121). Степень соответствия, или, как говорят, специфичность антитела к антигену, определяется именно первичной структурой вариабельных участков полипептидных цепей молекулы антитела. В отличие от постоянной, практически не меняющейся части молекулы иммуноглобулина, вариабельная часть, как это следует из названия, чрезвычайно изменчива. Для каждого из множества молекул иммуноглобулинов характерна особая первичная структура вариабельной части.

Процесс создания этого разнообразия очень сложен и протекает в два этапа. Первый этап совпадает со временем дифференцировки зародышевых клеток, из которых возникают клетки — предшественники лимфоцитов. На этом этапе осуществляется конструирование генов тяжелых и легких цепей иммуноглобулинов. Эти гены существуют в зиготе и в недифференцированных зародышевых клетках в «разобранном» виде. Фрагменты этих генов хотя расположены и в одной хромосоме, но удалены друг от друга (рис. 122). Количество фрагментов превышает то, которое входит в зрелый ген. Кроме того, некоторые фрагменты отличаются друг от друга по строению. Следова-

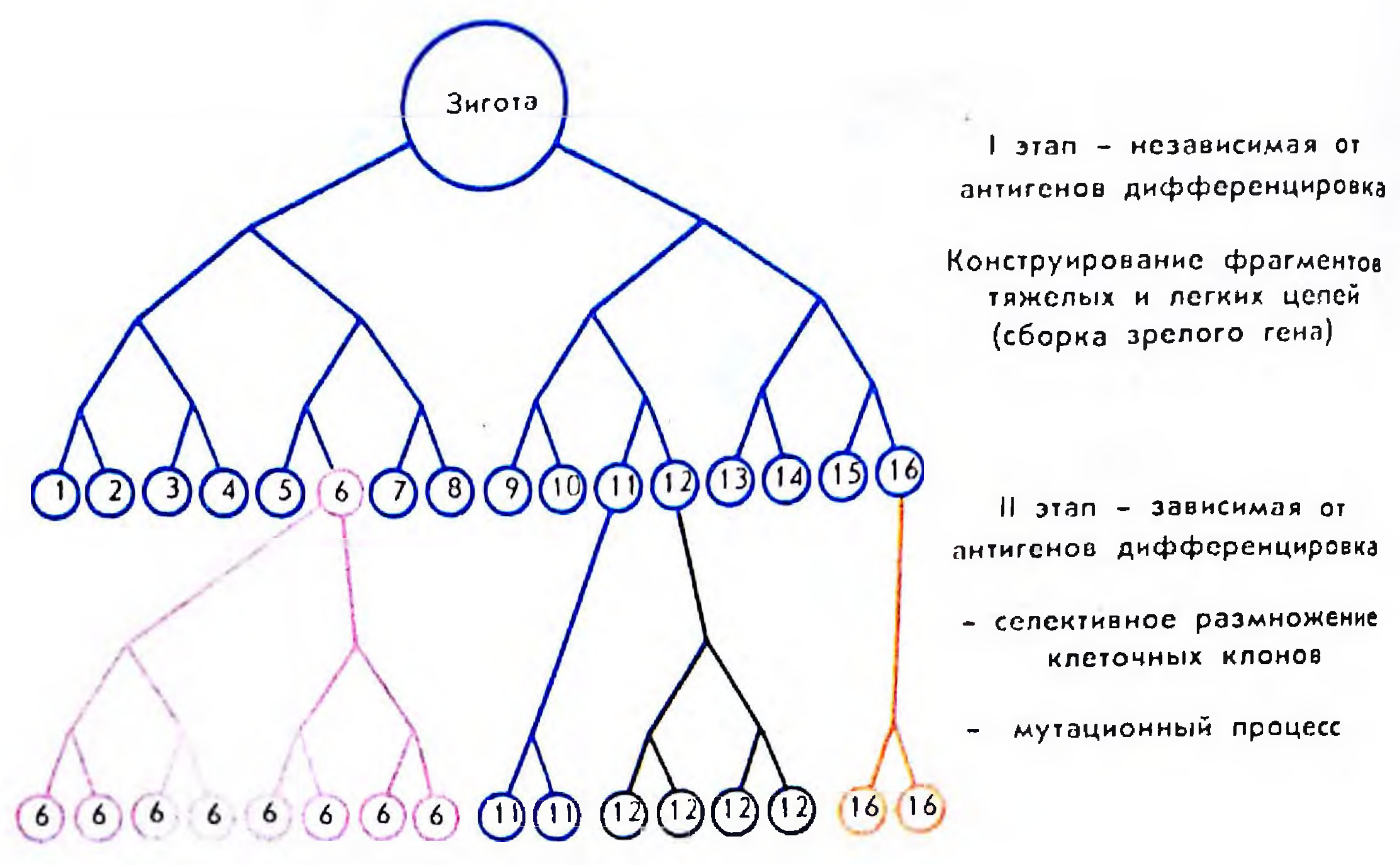


Рис. 123. Схема дифференцировки лимфоцита

тельно, при их сборке в зрелый ген возникает много различных комбинаций. Процесс сборки генов тяжелых и легких цепей протекает независимо, и вследствие этого возникает еще один источник разнообразия — комбинирование разных вариантов генов тяжелых и легких цепей в одной клетке.

Благодаря случайному конструированию зрелых генов тяжелых и легких цепей молекул иммуноглобулинов и комбинированию этих генов в процессе дифференцировки возникает огромное разнообразие лимфоцитов, способных производить отличающиеся по структуре молекулы антител (рис. 123).

Второй этап связан с попаданием в организм антигена. Клетки, вырабатывающие антитела, которые соответствуют попавшему в организм антигену, начинают интенсивно размножаться. Одновременно в вариабельных участках генов тяжелых и легких цепей иммуноглобулинов этих клеток очень интенсивно осуществляется мутационный процесс. Из вновь возникающих мутантных клеток преимущество в размножении, вероятно, получают те, в которых синтезируются антитела, наиболее соответствующие антигену. Механизмы удивительного разнообразия антител и очень точного соответствия молекулы антитела и антигена еще не полностью расшифрованы, однако очень эффективно исследуются. Имеющиеся сведения подтверждают сложность процесса иммунного ответа.

? 1. В чем особенности иммунитета организма, формирующегося на основе антител?

2. На чем основывается разнообразие молекул иммуноглобулинов организма? Какое это имеет значение для иммунного ответа организма?

3. Каков механизм ответной реакции организма на попадание в него антигена?

§ 47. Индивидуальное развитие и проблема рака

Злокачественный рост как биологическое явление — Наследственность и рак — Канцерогенные факторы среды и мутационная теория — Вирусо-генетическая теория рака — Иммунологический контроль

Злокачественный рост как биологическое явление. Рак — одно из тяжелейших заболеваний не только у человека, но и у многих животных. Понимание причин злокачественного роста есть по существу решение вопроса о том, почему в многоклеточном организме появляются и интенсивно размножаются клетки, «пренебрегающие» правилами, которые соблюдают миллиарды других клеток в том же организме. Для ответа на этот вопрос важно знать, каковы эти правила: как клетки становятся дифференцированными, почему в норме они ведут себя так, как предусмотрено в ходе индивидуального развития. Проблема рака кроме медицинского имеет и важное общебиологическое значение, поскольку ее решение связано с пониманием закономерностей индивидуального развития.

Рассуждая о причинах злокачественного роста, необходимо выделять по меньшей мере два главных вопроса: почему некоторые клетки приобретают способность интенсивно размножаться и расселяться по организму и почему иммунная система, осуществляющая надзор за поведением клеток, допускает подобные случаи? Какова роль генетических факторов в возникновении рака?

Наследственность и рак. Замечено, что в некоторых семьях наблюдается более частое возникновение злокачественных опухолей, чем среди населения данного района в среднем. Причем в этих семьях отмечается предрасположенность не вообще к злокачественному образованию, а к раку определенного органа. Прогресс в понимании роли наследственности в появлении злокачественных опухолей стал возможен после создания большого числа гомозиготных лабораторных линий мышей, характеризующихся либо почти полным отсутствием злокачественных опухолей, либо их очень высокой частотой. В некоторых линиях до 80—100% животных заболевают раком определенного типа. Следовательно, в ряде случаев генотип животного создает предрасположенность к возникновению рака.

Канцерогенные факторы среды и мутационная теория. *Канцерогенными называют вещества либо факторы среды, которые с определенной вероятностью приводят к возникновению рака.* Как правило, это сложные органические соединения. Далеко не всегда, однако, зная структурную формулу конкретного соединения, можно с уверенностью предсказать у него наличие или отсутствие канцерогенных свойств. Именно по этой причине любое новое соединение необходимо тщательно изучить на лабораторных животных, прежде чем давать заключение о его применении в практике. Многие из канцерогенных веществ способны вызывать новые мутации, т. е. обладают мутагенным эффектом. Это наблюдение в совокупности с некоторыми другими привело к формулировке мутационной теории рака. Согласно этой теории, злокачественные опухоли возникают вследствие хромосомных или генных мутаций соматических клеток. Однако существует немало фактов, не согласующихся с этой теорией. Например, некоторые вещества, облада-

ющие сильным канцерогенным действием, не вызывают мутаций, и наоборот. Известно, что целый ряд физиологических воздействий, к числу которых относится искусственное повышение уровня некоторых гормонов в организме, приводит к образованию злокачественных опухолей. По этой причине мутационная теория натолкнулась на серьезные трудности.

Вирусо-генетическая теория рака. Обнаружение *онкогенных вирусов*, т. е. вирусов, способных вызывать злокачественные опухоли, и изучение их свойств позволили сформулировать *вирусо-генетическую теорию рака*. Согласно этой теории, онкогенный вирус, проникнув в клетку, может встроиться в хромосому и привести к таким изменениям в ее работе, что клетка начнет неконтролируемо размножаться. Онкогенные вирусы, как правило, неинфекционны, будучи встроенными в геном хозяина, могут сохраняться длительное время и передаваться в таком состоянии из поколения в поколение. Мутации, канцерогенные и физиологические воздействия могут привести к активизации онкогенного вируса и, как следствие, к злокачественному росту клетки. Принятие вирусо-генетической теории затруднено тем фактом, что многие онкогенные вирусы являются РНК-содержащими, а значит, они прямо не могут встраиваться в ДНК генома клетки хозяина. Однако обнаружение *обратной транскрипции — передачи наследственной информации от РНК к ДНК* (рис. 124) — устранило препятствие. В дальнейшем было установлено, что в геномах животных существуют *онкогены* — гены, имеющие определенные функции в активно размножающихся, главным образом эмбриональных клетках. Однако в дифференцированных клетках они менее активны. Существует представление, что вирусные онкогены возникли в результате захвата вирусом и изменения клеточных онкогенов. При попадании онкогенных вирусов в дифференцированные клетки и встраивания их генома в хромосому доза онкогенов в клетке возрастает, вследствие чего может произойти злокачественное изменение клетки.

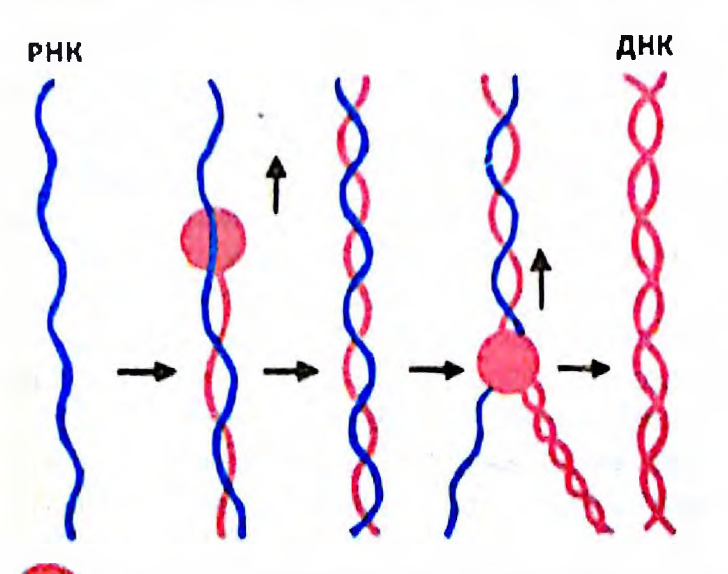


Рис. 124. Схема обратной транскрипции

Иммунологический контроль. Многие исследователи считают, что у млекопитающих часто возникают клетки, способные к злокачественному росту. Однако иммунная система способна обнаруживать их и истреблять. В этом состоит, по-видимому, очень важная функция иммунной системы. Нарушения в ее работе, связанные с неблагоприятными средовыми воздействиями и генотипическими особенностями организмов, приводят к снижению ее способности контролировать процессы дифференцировки и злокачественного роста.

В настоящее время достигнут большой прогресс в понимании проблемы рака и поиске путей борьбы с ним. Однако окончательное решение

этой сложнейшей задачи возможно лишь при достижении новых крупных успехов в понимании генетических основ индивидуального развития.

? 1. В чем причины злокачественного роста клеток?

2. Как вы понимаете явление предрасположенности к возникновению злокачественных опухолей? Что лежит в основе этого явления?

3. Какие вещества называют канцерогенными и какие меры защиты от них можно предпринять?

4. Расскажите о механизме работы онкогенных вирусов.

5. Каковы достижения науки в изучении природы раковых опухолей? Какие меры борьбы применяют с этим заболеванием?

§ 48. Генетические основы поведения

Простые формы поведения и гены — Генетические основы сложных форм поведения

Один из наиболее сложных признаков живых организмов — поведение. Благодаря ему в значительной степени осуществляется приспособление к постоянно меняющимся условиям существования. Гены играют важную роль в детерминации поведения, но влияние факторов среды также велико.

Простые формы поведения и гены. В качестве относительно простых форм поведения можно привести безусловные рефлексы, когда какой-либо поведенческий акт является врожденным, осуществляется строго по генетической программе и не требует тренировки. К их числу относится, например, поведение пчел в улье. В их поведении можно выделить два признака. Первый связан со способностью обнаруживать и распечатывать ячейки с погибшими личинками. Их генотип имеет доминантный ген *A* (*AA* либо *Aa*). У гомозигот *aa* эта способность отсутствует. Другой признак, определяемый геном *B*, выражается в способности выбрасывать погибшие личинки из улья; пчелы с генотипом *bb* не способны выполнять такую операцию. Оба признака имеют важное биологическое значение, особенно при распространении некоторых заболеваний, когда своевременное обнаружение погибших личинок и их удаление спасает остальных от гибели.

Известно много примеров, когда мутация одного гена может существенно влиять на различные по сложности формы поведения. У мышей, например, описаны рецессивные



Дмитрий Константинович Беляев (1917—1985) — известный отечественный генетик. Основные научные работы посвящены генетике, теории эволюции, селекции животных; вскрыл генетико-селекционные механизмы одомашнивания животных. Сформулировал представление о дестабилизирующем отборе.

мутации, вызывающие нарушение вестибулярного аппарата, проводимости нервных импульсов по нейронам и т. д. Такие животные не в состоянии двигаться прямолинейно, они постоянно «вальсируют» или дрожат. У крыс описаны мутации, вызывающие эпилептические припадки.

Генетические основы сложных форм поведения. Гены не только определяют простые формы поведения животных и человека, но и влияют на высшие проявления поведенческих реакций. Известно, например, что способности людей к музыке, математике в большой степени определяются генами. Феноменальные музыкальные и математические способности проявляются в детстве, когда влияние окружающей среды и обучение еще невелики. Генетическая основа сложных поведенческих реакций доказана в экспериментах по искусственному отбору животных определенного типа. Так, среди серебристо-черных лисиц можно обнаружить животных, агрессивно реагирующих на приближение человека, трусливых и спокойных. Длительными экспериментами Д. К. Беляев с сотрудниками доказал эффективность отбора по поведению. Через несколько поколений после начала отбора появились ручные лисицы, очень похожие по поведению на собак, и очень агрессивные животные (рис. 125). Важно подчеркнуть, что лисята проявляли дружелюбие или агрессию к человеку очень рано, иногда даже до открытия глаз. Следовательно, не дрессировка, а именно гены оказывали сильное влияние на их поведение.

Как реализуется в ходе индивидуального развития информация, со-



◀ Рис. 125. Спокойная, агрессивная (на с. 224) и ручная лисицы ▲

держащаяся в генах и влияющая на поведение? В настоящее время названная проблема глубоко изучена лишь на отдельных примерах. Это объясняется тем, что у высших животных поведенческие реакции сложны, сложно устроен и геном, вследствие чего очень трудно проследить многочисленные связи между генами и признаками. Для этого требуются совместные усилия не только генетиков и молекулярных биологов, но и специалистов по нейрофизиологии, эндокринологии, психологии.

? 1. Какие формы поведения вы считаете генетически обусловленными и почему? Приведите примеры.

2. Какими опытами и экспериментами можно доказать генетическую обусловленность поведенческих реакций?

Глава IX. ГЕНЕТИКА ЧЕЛОВЕКА

Основные генетические закономерности имеют универсальное значение и в полной мере приложимы к человеку. Однако человек как объект генетических исследований имеет большую специфику, которая создает значительные трудности в изучении его наследственности и изменчивости. Можно указать на некоторые из них: невозможность направленных скрещиваний, позднее половое созревание, малочисленность потомства, невозможность обеспечения одинаковых и строго контролируемых условий для развития потомков от разных браков, сравнительно большое число хромосом, невозможность проведения прямых экспериментов. Несмотря на указанные обстоятельства, за последние годы генетика человека достигла значительных успехов.

§ 49. Хромосомы и генетические карты человека

Стандартный набор хромосом человека — Хромосомные болезни — Генетические карты человека

Стандартный набор хромосом человека. В 1956 г. было точно определено, что диплоидное число хромосом в клетках человека равно 46. С тех пор достигнуты большие успехи в изучении *кариотипа человека*, т. е. стандартного набора хромосом. Исследование строения хромосом, а также развитие в конце 60-х годов методов дифференциального окрашивания хромосом позволило осуществить точную индентификацию каждой пары хромосом. Это означает, что для каждой пары хромосом установлены соотношения размеров плеч хромосом и особенности расположения темно- и светлоокрашенных полос, которые позволяют безошибочно определить порядковый номер каждой хромосомы в кариотипе (рис. 126). Так же как успешная работа хирурга немыслима без точного знания анатомии, так и работа генетика, изучающего человека, немыслима без детальных сведений о строении хромосом.

Нормальный кариотип человека состоит из 22 пар аутосом и одной пары половых хромосом — *XY* у мужчин и *XX* у женщин. На стадии метафазы любая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, кото-

рые в анафазе расходятся, причем каждая хроматида становится одной из 46 хромосом дочерней клетки. Сестринские хроматиды соединены друг с другом в районе центромеры. У человека выделяются три типа хромосом: *метацентрические*, у которых оба плеча хромосом имеют примерно одинаковую длину, *субметацентрические,* имеющие несколько отличающиеся по размеру плечи, и *акроцентрические*, у которых одно плечо очень короткое (см. рис. 64).

Хромосомные болезни. Впервые связь между аномальным набором хромосом и резкими отклонениями от нормального развития была обнаружена в случае синдрома Дауна. Люди, страдающие этим заболеванием, имеют характерный разрез глаз, низкий рост, короткие и короткопалые руки и ноги, аномалии многих внутренних органов, специфическое выражение лица, для них характерна умственная отсталость (рис. 127).

Изучение кариотипа таких больных показало наличие дополнительной, т. е. третьей, хромосомы в 21 паре (так называемая трисомия). Причина трисомии связана с нерасхождением хромосом в ходе мейоза у женщин. Важно отметить, что существует сильная зависимость между частотой рождения детей с синдромом Дауна и возрастом матери. После 35—40 лет частота появления больных детей резко возрастает. Дети с синдромом Дауна появляются довольно часто — один на 500—600 новорожденных. Трисомии по другим аутосомам встречаются очень редко, так как приводят к гибели эмбрионов на ранних этапах развития.

Отклонения в числе половых хромосом вызывают серьезные расстройства развития. Среди них синдром Клейнфельтера, который встречается у одного из 400—600 новорожденных



Рис. 126. Нормальный хромосомный набор мужчины (46, XY).

Кариотип определен методом дифференциальной окраски

мальчиков и проявляется в недоразвитии первичных и вторичных половых признаков, искажении пропорций тела. У таких больных в соматических клетках обнаружены тельца Барра (см. § 44), которые никогда не обнаруживаются у здоровых мужчин. Изучение кариотипа мужчин, страдающих синдромом Клейнфельтера, позволило установить, что их половые хромосомы представлены набором *XXY*. Другая аномалия, встречающаяся у новорожденных девочек с частотой один на 5000, так называемый синдром Тернера, тоже связана с хромосомным нарушением. У них обнаружено 45 хромосом, поскольку в кариотипе имеется только одна *X*-хромосома. Они не имеют телец Барра и отличаются многочисленными аномалиями в строении организма. Существуют и другие примеры болезней, вызываемых рахличными нарушениями в строении хромосом.





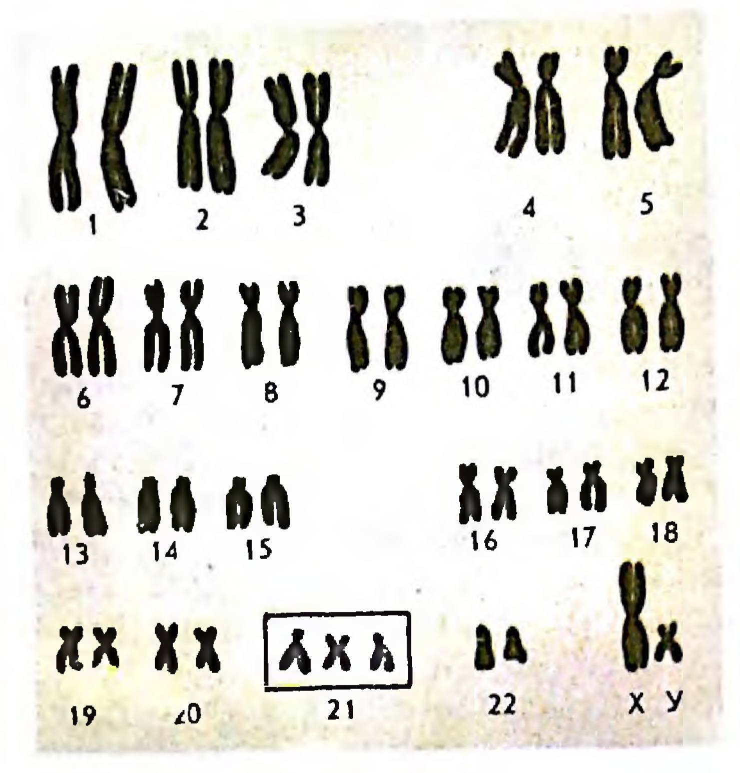


Рис. 127. Внешний вид детей с синдромом Дауна.

Внизу — кариотип больного

Генетические карты человека. Построение генетических карт — неотъемлемая часть детального генетического изучения любого вида. Успехи в построении генетических карт человека до середины 70-х годов были весьма скромными в связи с ограниченной возможностью применения классического метода (см. § 31). Ситуация резко изменилась в последующие годы, когда создание детальных генетических карт человека новыми методами шло с большим ускорением. В настоящее время установлено положение многих сотен генов на соответствующих хромосомах (рис. 128). Чрезвычайно интенсивно изучается молекулярная структура хромосом. По оценкам специалистов, за ближайшие 25—30 лет следует ожидать прочтение полной последовательности ДНК. Эта гигантская по масштабам и чрезвычайно сложная задача решается одновременно в десятках стран. В нашей стране тоже создана государственная научная программа «Геном человека». Знания, полученные в ходе этой работы, не только будут иметь важное познавательное значение, но и окажутся крайне полезными для медицины.

? 1. Почему нужно хорошо знать строение хромосом человека?

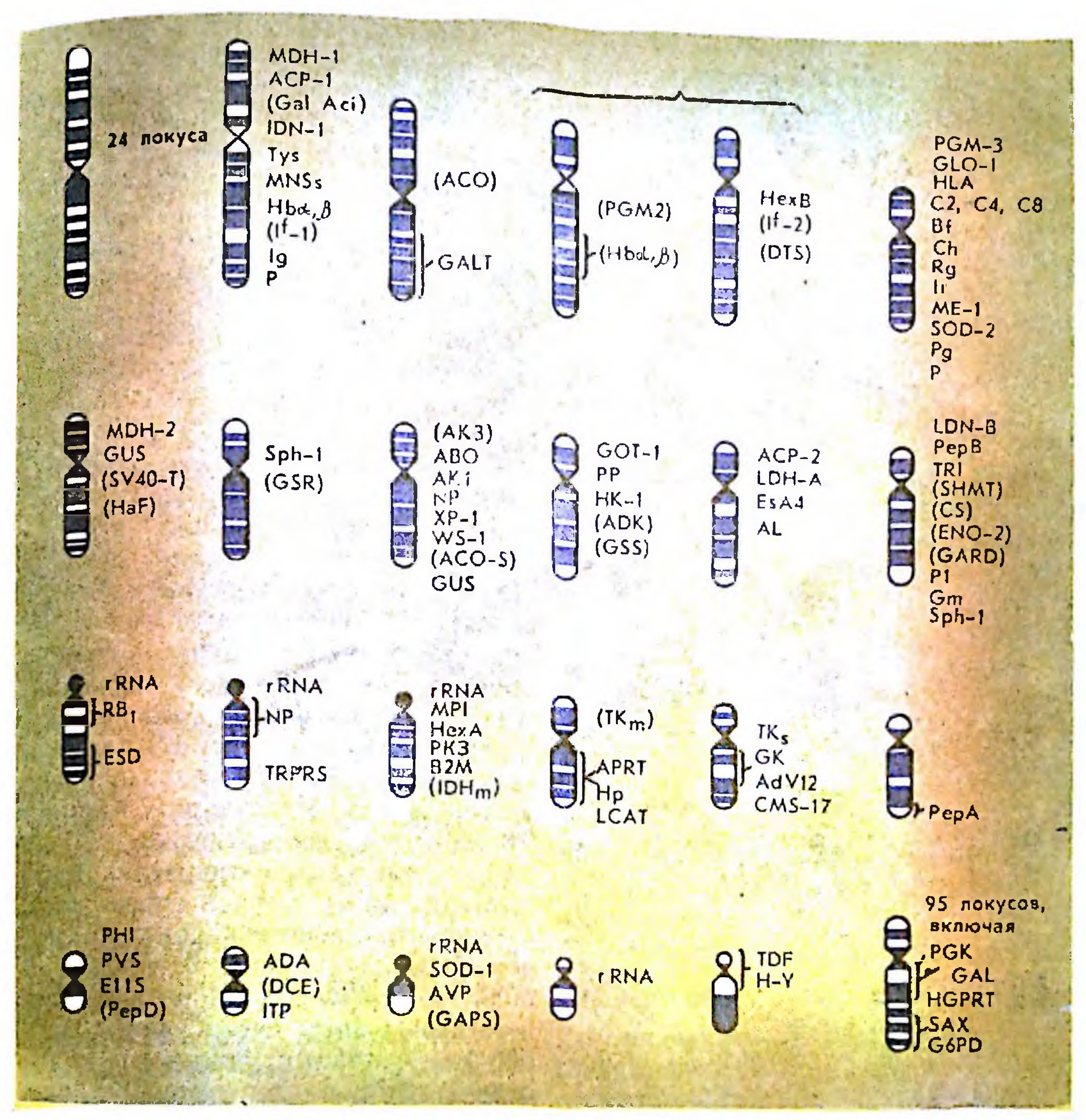


Рис. 128. Генетическая карта хромосом человека

2. Чем определяются наследственные болезни человека, какие причины их могут вызвать?

3. Чем обусловлена важность изучения и построения генетических карт человека? Как они составляются?

§ 50. Анализ родословных

Генеалогический метод — Аутосомно-доминантное наследование — Аутосомно-рецессивный тип наследования — Наследование, сцепленное с X-хромосомой

Генеалогический метод. Изучение родословных — важный метод изучения закономерностей наследования признаков у человека. Благодаря генеалогическому методу удается

проследить менделевское расщепление и независимое комбинирование признаков в потомстве, получить сведения по аллелизму, выяснить другие важные вопросы. Генеалогическое изучение какой-либо семьи, как правило, начинается с обнаружения носителя необычного признака — *пробанда*. В случае патологического проявления признака пробанд является исходным пациентом. При составлении родословных принято пользоваться обозначениями (рис. 129).

Аутосомно-доминантное наследование. Один из классических примеров доминантного наследования признака — короткопалость (рис. 130).

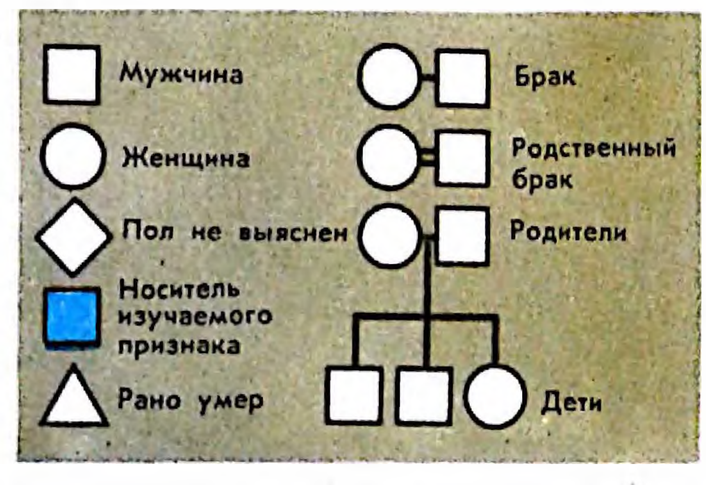


Рис. 129. Обозначения, принятые при составлении родословных человека

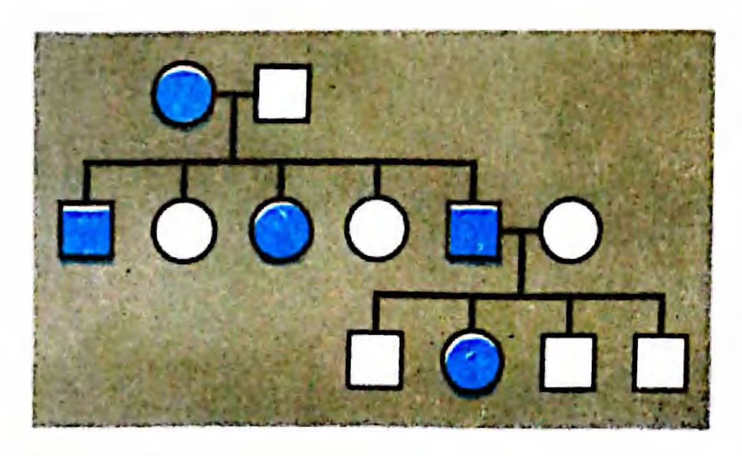


Рис. 130. Родословная семьи с аутосомно-доминантным типом наследования признака (короткопалость)

Этот признак редкий и встречается, как правило, только у одного родителя. При наличии признака у родителя в среднем половина сыновей и дочерей тоже имеют этот признак. Такое расщепление возможно, если соответствующий доминантный аллель локализован в одной аутосоме, а нормальный аллель — в гомологичной ей хромосоме.

Лишь немногие признаки полностью доминантны, т. е. гетеро- и гомозиготные индивидуумы имеют одинаковый фенотип. Большинство доминантных аллелей, вызывающих какие-либо аномалии развития и функционирования организма, в гомозиготном состоянии приводят к тяжелым поражениям и вызывают летальный эффект. В гетерозиготном состоянии доминантные гены часто не проявляются, т. е. имеют *пониженную пенетрантность* (см. § 42).

Аутосомно-рецессивный тип наследования. У человека описано очень много признаков, которые наследуются как рецессивные, не сцепленные с полом признаки. Такой признак, как голубой цвет глаз, проявляется у людей, гомозиготных по соответствующему аллелю. Если родители голубоглазого ребенка имели карий цвет глаз, значит, они оба были гетерозиготными по аллелю, отвечающему за формирование голубой окраски глаз. Многие болезни у людей также наследуются по аутосомно-рецессивному типу. К их числу относится фенилкетонурия. В основе ее развития лежит резкое снижение активности фермента, превращающего аминокислоту фенилаланин в другую аминокислоту — тирозин. У гомозиготных по этой мутации людей в крови значительно повышается концентрация фенилаланина и ряда других соединений, оказывающих вредное воздействие.

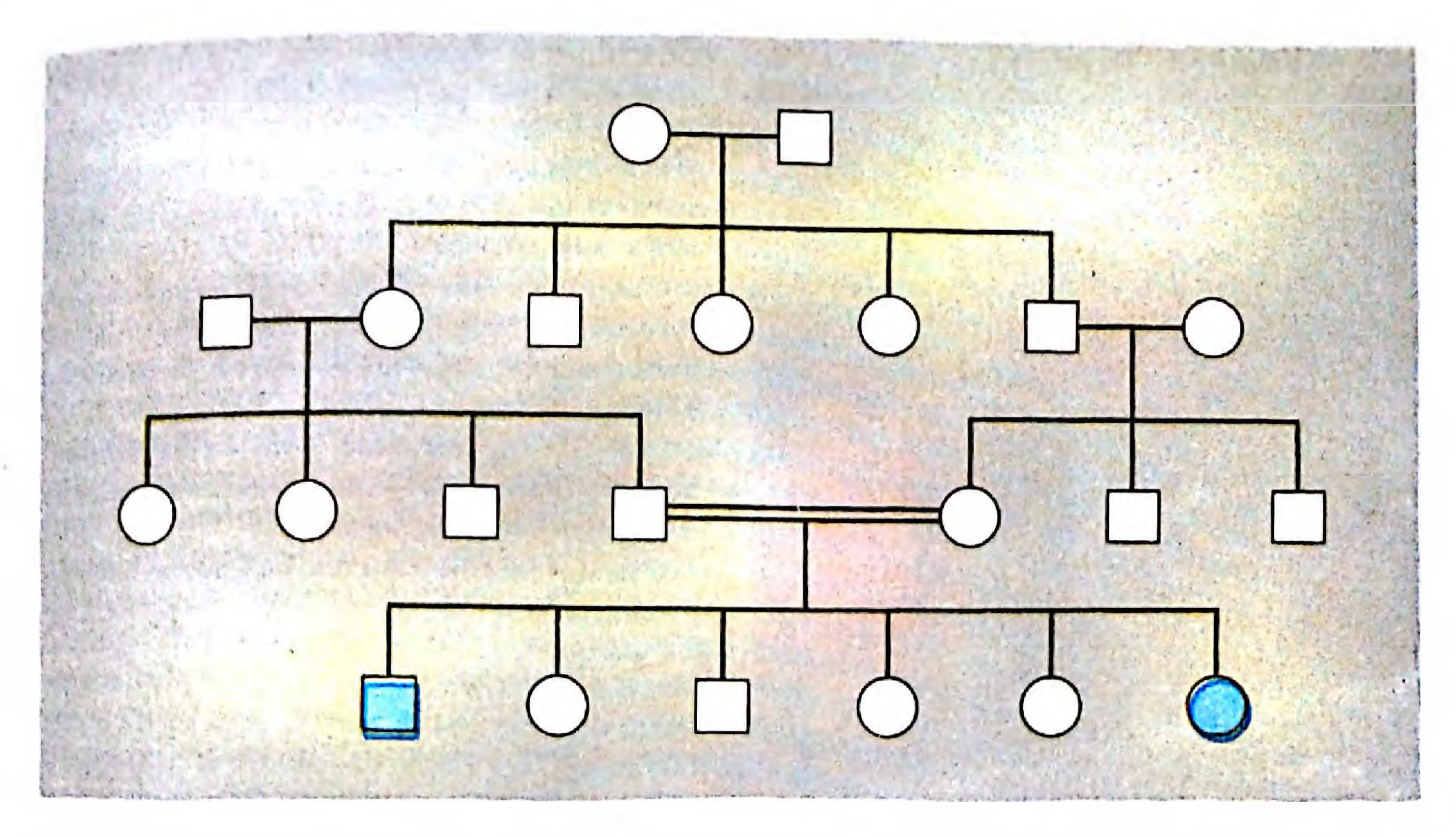


Рис. 131. Родословная семьи с аутосомно-рецессивно наследуемым признаком (фенилкетонурия)

В итоге гомозиготные дети отстают в развитии, у них наблюдаются повреждения мозга и возникает умственная отсталость. В среднем один человек из 50 гетерозиготен по гену фенилкетонурии. Следовательно, вероятность случайной встречи гетерозиготных родителей составляет $\left(\frac{1}{50}\right)^2=\frac{1}{2500}\approx 0{,}0004$. При близкородственных скрещиваниях вероятность рождения ребенка, страдающего фенилкетонурией или другой рецессивно наследуемой болезнью, сильно возрастает вследствие возрастания вероятности встречи гамет, несущих мутантные гены (рис. 131).

Наследование, сцепленное с *X*-хромосомой. Признаки, определяемые генами *X*-хромосомы, так же как гены, расположенные в аутосомах, могут быть доминантными либо рецессивными. Разница состоит в том, что женщина может быть гомо- или гетерозиготной по данному мутантному гену, а мужчина, у которого только одна *X*-хромосома, может быть только гемизиготен, т. е. иметь только один изучаемый ген, и независимо от доминантности и рецессивности у мужчин ген всегда проявится.

Типичная черта наследования, сцепленного с *X*-хромосомой,— отсутствие передачи гена по мужской линии. *X*-хромосома от отца никогда не передается никому из его сыновей, однако она передается каждой дочери (см. рис. 94).

Благодаря хорошо известной родословной, восходящей к английской королеве Виктории, удалось установить, что гемофилия (резкое снижение свертываемости крови) наследуется как рецессивная, сцепленная с *X*-хромосомой мутация (см. рис. 94). Гемофилия — тяжелое заболевание, встречающееся почти исключительно у мужского пола. Королева Виктория и ее муж были здоровы. Никто из предков королевы Елизаветы не страдал гемофилией. Вероятно, мутация возникла в гамете одного из

ее родителей. Вследствие этого она стала носительницей X-хромосомы с мутацией гемофилии и передала ее нескольким детям. Все потомки мужского пола, которые получили X-хромосому с мутацией гемофилии, страдали гемофилией. Проявление гена гемофилии у женщины возможно в случае ее гомозиготности по данному рецессивному гену, т. е. при получении гена гемофилии от обоих родителей. Такие случаи действительно наблюдались, когда больной гемофилией мужчина женился на носительнице гена гемофилии. Вероятность такого сочетания повышается при родственных браках.

?

1. Применимы ли законы наследственности к человеку? Приведите примеры и обоснуйте ваш ответ.

2. Приведите пример родословной семьи, в которой обнаружена аномалия, наследующаяся по типу рецессивного и сцепленного с полом признака.

3. В чем основные отличия аутосомно-доминантного и аутосомно-рецессивного типа наследования у человека?

4. В чем заключается опасность близкородственных браков?

§ 51. Близнецы

Дизиготные и монозиготные близнецы — Близнецовый метод

Дизиготные и монозиготные близнецы. Близнецы рождаются примерно в 1% случаев, следовательно, они составляют около 2% всех новорожденных. Близнецы бывают двух типов. *Дизиготные,* или *разнояйцевые, близнецы* развиваются из двух различных яйцеклеток, одновременно оплодотворенных различными спермиями.

Таким образом, главная причина рождения дизиготных близнецов— одновременная овуляция у их матерей двух яйцеклеток. Дизиготные близнецы могут быть как одного, так и разного пола, а их соотношение выглядит так: 1(♀+♀):2(♀+♂):1(♂+♂). Разнояйцевые близнецы генетически сходны не больше, чем обычные братья и сестры. Частота рождения разнояйцевых близнецов зависит от возраста матери, ее генотипа и фактора внешней среды.

Иногда одна оплодотворенная яйцеклетка дает начало не одному, а двум (или нескольким) эмбрионам. Из них и развиваются *монозиготные,* или *однояйцевые, близнецы.* Они всегда одного пола: либо мальчики, либо девочки, примерно в равном соотношении. Сходство монозиготных близнецов очень велико, так как они имеют один и тот же генотип (рис. 132). Идентичные близнецы представляют интерес для изучения взаимодействия генотипа и факторов среды, поскольку различия между ними главным образом связаны с влиянием условий развития, т. е. внешней среды. Доля однояйцевых близнецов у человека составляет около 35—38% от общего их числа. Установить тип близнецов не всегда просто. Исключить монозиготность можно точно, но доказать ее гораздо сложнее и не всегда возможно. Для этого используются такие признаки, как группы крови, различные белки сыворотки крови и ферменты. Надежным, хотя трудноприменимым приемом в решении этого вопроса является трансплантация кожи. У монозиготных близнецов взаимные пересадки кожи завершаются успешно, а у дизиготных отторгаются.

Близнецовый метод. В 1876 г. английский исследователь Ф. Гальтон предложил использовать метод анализа близнецов для разграничения влияния наследственности и среды на развитие различных признаков у человека. Сущность этого метода состоит в двух вариантах сравнений: сопоставление пар однояйцевых близнецов с однополыми двуяйцевыми близнецами, а также сравнение пар однояйцевых близнецов, воспитанных вместе и раздельно. Если изучаемый признак проявляется у обоих близнецов, это называется *конкордантностью*, если только у одного из них, то *дискордантностью*. Степень конкордантности определяется как отношение числа конкордантных пар к общему числу всех изученных пар близнецов — как конкордантных, так и дискордантных. Для получения точной оценки степени конкордантности необходимо изучить очень большие выборки пар близнецов, состоящие из многих сотен пар.



Рис. 132. Идентичные близнецы

Степень конкордантности для качественных признаков у монозиготных близнецов обычно высока и стремится к 100% (рис. 133). Это означает, что на определение групп крови, формы бровей, цвета глаз и волос среда почти не оказывает влияния, а решающее воздействие имеет генотип. Значительна роль наследственных факторов в развитии у детей рахита и туберкулеза.

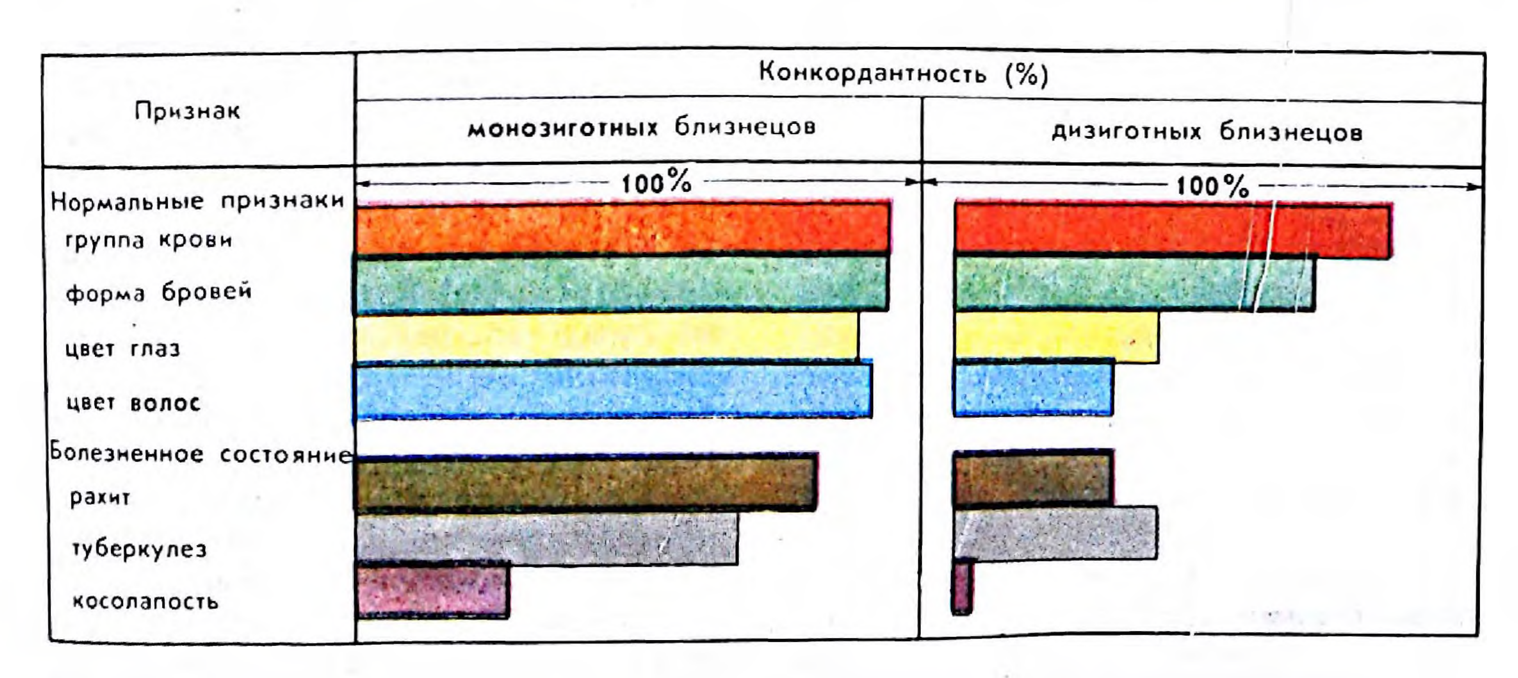


Рис. 133. Таблица конкордантности признаков у монозиготных и дизиготных близнецов

Напротив, доля наследственности в возникновении косолапости очень невелика.

Таким образом, признаки, отличающиеся высоким уровнем конкордантности, в значительной или преобладающей степени детерминируются генетическими факторами и мало подвержены влиянию условий среды. Признаки, характеризующиеся высокой дискордантностью, напротив, в основном определяются влиянием среды.

Не следует думать, что монозиготные близнецы всегда должны быть абсолютно подобны друг другу по качественным признакам. Причиной отличий могут быть мутации соматических клеток и вариации в экспрессии генов на всех этапах развития, включая самые ранние. В качестве примера можно привести описание монозиготных сестер с нормальным кариотипом, одна из которых страдала гемофилией, а другая была гетерозиготной носительницей гена гемофилии без проявления признаков болезни. Дискордантность между сестрами возникла, вероятно, в связи с тем, что на раннем этапе развития инактивация X-хромосомы у них протекала по-разному.

Использование близнецового метода подтверждает важный вывод, что любой признак человеческого организма есть результат действия генов и условий среды.

?

1. Каким образом можно определить относительную роль генотипа и среды в формировании признаков у человека?

2. Почему во всем мире ведутся наблюдения за однояйцевыми и разнояйцевыми близнецами и обмен этими данными между странами?

3. В чем вы видите трудности в применении близнецового метода в генетике человека?

4. Приведите примеры признаков или заболеваний, определенных близнецовым методом.

5. Что такое конкордантность? Когда и как используется этот показатель в генетике человека?

§ 52. Лечение и предупреждение некоторых наследственных болезней человека

Генетика и медицина — Характеристика мутационного процесса человека — Лечение наследственных аномалий обмена веществ — Резус-фактор — Нежелательность родственных браков — Медико-генетическое консультирование

Генетика и медицина. Интерес, проявляемый учеными всего мира к наследственности человека, не случаен. В последние десятилетия человечество тесно соприкасается с чуждыми для него химическими веществами. Число таких веществ, применяемых в быту, сельском хозяйстве, пищевой, фармакологической, косметической промышленности и в других областях деятельности людей, в настоящее время огромно. Среди этих веществ есть и такие, которые вызывают мутации.

Благодаря развитию медицины человек научился бороться с очень многими заболеваниями. Он успешно защищает себя от большинства очень опасных инфекционных заболеваний: оспы, чумы, холеры, малярии и др.

Характеристика мутационного процесса у человека. Частота хромосомных мутаций у человека велика и является причиной нарушений (до 40%) у новорожденных. Кроме упоминавшихся хромосомных болезней

существует множество других, обычно приводящих к тяжелым последствиям, а чаще к гибели эмбриона. В большинстве случаев хромосомные мутации возникают в гаметах родителей заново, реже они существуют у одного из родителей и передаются потомкам.

Химические мутагены и ионизирующие излучения, при существенном повышении концентраций и доз вызывают возрастание частоты появления хромосомных мутаций. Спонтанные генные мутации происходят гораздо реже. Вероятность мутации в конкретном гене может колебаться около 10^{-5}, в среднем на диплоидный геном приходится около двух новых мутаций. Однако далеко не все мутации вредны в гетерозиготном состоянии, они могут накапливаться в популяциях человека. Позднее, переходя в гомозиготное состояние, многие мутации могут приводить к возникновению тяжелых наследственных болезней.

Лечение наследственных аномалий обмена веществ. Повышенный интерес медицинской генетики к наследственным заболеваниям объясняется тем, что во многих случаях знание биохимических механизмов развития заболевания позволяет облегчить страдания больного. Больному вводят несинтезирующиеся в организме ферменты или исключают из пищевых рационов продукты, которые не могут быть использованы вследствие отсутствия в организме необходимых для этого ферментов. Заболевание сахарным диабетом характеризуется повышением концентрации сахара в крови вследствие отсутствия инсулина — гормона поджелудочной железы. Это заболевание вызывается рецессивным геном. Оно лечится введением в организм инсулина, который теперь уже научились вырабатывать на фабриках, используя генно-инженерные методы.

Однако следует помнить, что вылечивается только болезнь, т. е. фенотипическое проявление «вредного» гена, и вылеченный человек продолжает оставаться его носителем и может передавать этот ген своим потомкам. Сейчас известны сотни заболеваний, в которых механизмы биохимических нарушений изучены достаточно подробно. В некоторых случаях современные методы микроанализов позволяют обнаружить такие биохимические нарушения даже в отдельных клетках, а это, в свою очередь, позволяет ставить диагноз о наличии подобных заболеваний у еще не родившегося ребенка по отдельным клеткам в околоплодной жидкости.

Резус-фактор. К числу хорошо изученных признаков человека относятся системы групп крови. Для примера рассмотрим систему крови «резус». Ген, ответственный за наличие в крови резус-фактора, может быть в двух состояниях: одно из них называют «резус +» (Rh^+), а другое — «резус—» (Rh^-). В браках резус-отрицательных женщин с резус-положительными мужчинами вследствие доминирования резус-положительности плод приобретает это свойство и выделяет в кровеносную систему матери антиген, против которого в организме матери начинают вырабатываться антитела, разрушающие кроветворную систему плода (рис. 134). В результате иммунологической реакции в ходе беременности развивается отравление как материнского организма, так и плода. Это может стать причиной гибели эмбриона.

Выяснение характера наследования этой системы крови и ее биохимической природы позволило разработать медицинские приемы, избавив-

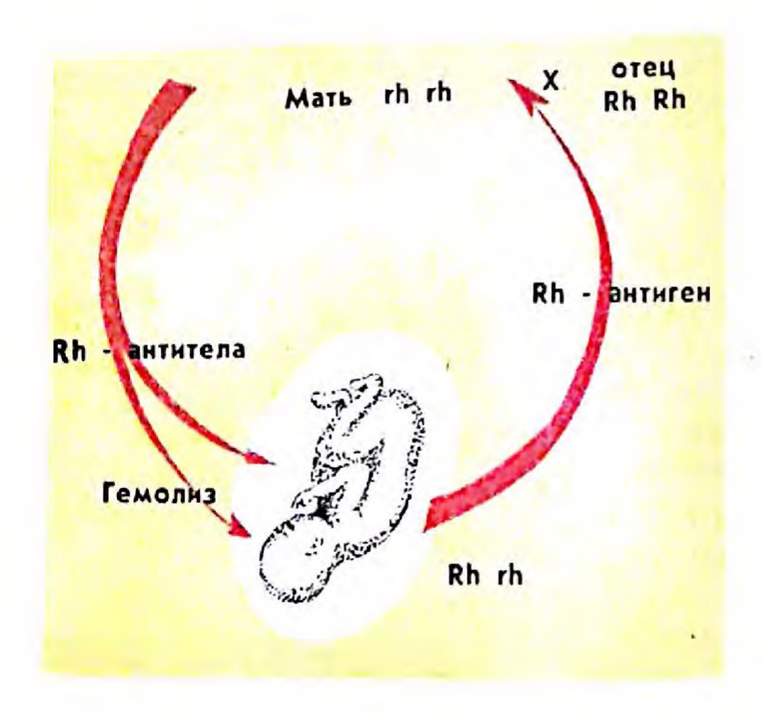


Рис. 134. Резус-фактор

шие человечество от огромного количества детских смертей.

Нежелательность родственных браков. В современном обществе родственные браки (браки между двоюродными братьями и сестрами) сравнительно редки. Однако есть области, где вследствие географических, социальных, экономических или других причин небольшие контингенты населения в течение многих поколений живут изолированно. В таких изолированных популяциях (изолятах) частота родственных браков

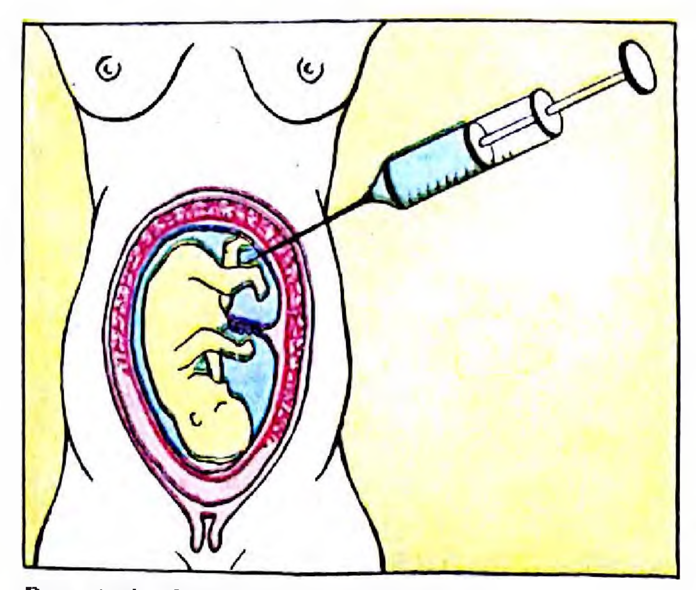


Рис. 135. Схема амниоцентеза

бывает значительно выше, чем в обычных «открытых» популяциях. Статистика свидетельствует, что у родителей, состоящих в родстве, вероятность рождения детей, пораженных теми или иными наследственными недугами, или частота ранней детской смертности в десятки, а иногда даже в сотни раз выше, чем в неродственных браках. Родственные браки особенно нежелательны, когда имеется вероятность гетерозиготности супругов по одному и тому же рецессивному вредному гену.

Медико-генетическое консультирование. Знание генетики человека позволяет прогнозировать вероятность рождения детей, страдающих наследственными недугами, в случаях, когда один или оба супруга больны или оба родителя здоровы, но наследственное заболевание встречалось у предков супругов. В ряде случаев имеется возможность прогноза вероятности рождения второго здорового ребенка, если первый был поражен наследственным заболеванием.

По мере повышения биологической и особенно генетической образованности широких масс населения супружеские пары, еще не имеющие детей, все чаще обращаются к врачам-генетикам с вопросом о риске иметь ребенка, пораженного наследственной аномалией.

Медико-генетические консультации сейчас открыты во многих областях и краевых центрах нашей страны. Широкое использование медико-генетических консультаций сыграет немаловажную роль в снижении частоты наследственных недугов и избавит многие семьи от несчастья иметь нездоровых детей. Следует отметить, что курение, употребление алкоголя и особенно наркотиков матерью или отцом будущего ребенка резко повы-

шает вероятность рождения младенца, пораженного тяжелыми наследственными недугами.

В настоящее время во многих странах широко применяется метод амниоцентеза, позволяющий анализировать клетки эмбриона из околоплодной жидкости (рис. 135). Благодаря этому методу женщина на раннем этапе беременности может получить важную информацию о возможных хромосомных или генных мутациях плода и избежать рождения больного ребенка.

Забота о чистоте среды обитания людей, непримиримая борьба с загрязнениями воды, воздуха, пищевых продуктов веществами, обладающими мутагенным и канцерогенным действием (т. е. вызывающими возникновение мутаций или злокачественное перерождение клеток), тщательная проверка на «генетическую» безвредность всех косметических и лекарственных средств и препаратов бытовой химии — все это важные условия для снижения частоты появления у людей наследственных недугов.

?

1. Имеются ли вредные мутации у человека?

2. Возможно ли лечение наследственных аномалий у человека? Возможно ли полное излечение?

3. Ваши предложения о механизмах лечения наследственных заболеваний.

4. Что такое резус-фактор и как он наследуется?

5. Каковы задачи медико-генетических консультаций? В каких случаях надо туда обращаться?

Раздел III

ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Под эволюцией органического мира понимают процесс исторического развития от древнейших до современных и будущих форм жизни. Сущность этого процесса состоит как в непрерывном приспособлении живого к разнообразным и постоянно меняющимся условиям окружающей среды, так и в появлении все более сложно устроенных организмов. В ходе эволюции осуществляется преобразование видов, на этой основе возникают новые виды, постоянно происходит также и вымирание видов.

Эволюционная идея в биологии начала формироваться еще в конце XVIII в. Однако впервые целостная эволюционная концепция была сформулирована в самом начале XIX в. крупным французским ученым Жаном-Батистом Ламарком. В своей знаменитой книге «Философия зоологии» он доказывал изменчивость видов и сам факт эволюции. Однако Ламарк допустил серьезные ошибки прежде всего в понимании движущей силы эволюционного процесса, выводя ее из якобы присущего организмам стремления к совершенству. Он также неверно связывал причины возникновения приспособленности с прямым или косвенным воздействием на организм окружающей среды, что породило необоснованное представление о наследовании приобретенных признаков.

Величайшее достижение человеческой мысли — открытие гениальным английским ученым Чарлзом Дарвином факторов эволюционного процесса и построение эволюционной концепции, которая дала материалистическое объяснение эволюционного процесса и заложила прочный фундамент для всех последующих исследований в этой области. Ч. Дарвин пришел к важнейшему представлению о естественном отборе, опираясь на который только и можно дать рациональное объяснение возникновению приспособленности живого и эволюционного процесса от простого к сложному. Независимо от Ч. Дарвина к подобным эволюционным идеям пришел талантливый зоолог А. Уолес, много сделавший для развития эволюционной теории.

Современная теория эволюции впитала в себя также многие важнейшие положения экологии, генетики, молекулярной биологии и других наук, однако она опирается на додарвиновскую концепцию. Поэтому при изучении эволюционного процесса необходимо постоянно обращаться к классическим основам учения Ч. Дарвина.



Жан-Батист Ламарк (1744—1829) — французский естествоиспытатель. Создал теорию исторического развития живой природы. Разрабатывал классификацию и систематику растений. Сформулировал положение о роли среды в возникновении многообразия живых существ



Чарлз Роберт Дарвин (1809—1882) — английский естествоиспытатель, основоположник учения об историческом развитии органического мира. Ч. Дарвин является также автором ряда крупных работ по вопросам ботаники и зоологии

Изучение эволюционной теории важно не только потому, что она создает основу для понимания естественных процессов, протекающих в природе. Знание ее позволяет разумно выбирать пути хозяйственной деятельности человека в широком смысле слова.

Хотя эволюция протекает как единый процесс, обычно выделяют два уровня — микроэволюционный и макроэволюционный. *Процессы, протекающие на популяционном и внутривидовом уровне, называют микроэволюцией*, на уровне выше видового — *макроэволюцией*. Другими словами, макроэволюция связана с формированием надвидовых таксонов.

Глава X. **ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА**

Ч. Дарвин в своем классическом труде «Происхождение видов» решил вопрос о главных движущих силах (факторах) эволюционного процесса. Исходя из существовавших научных данных, он выделил следующие факторы: наследственность, изменчивость и естественный отбор. Кроме того, Дарвин указывал на важную роль ограничения свободного скрещивания особей вследствие их изоляции друг от друга.

Современные представления о факторах эволюции — результат развития дарвинизма, генетики и экологии. Выделяют такие факторы эволюционного процесса: наследственная изменчивость, естественный отбор, дрейф генов, изоляция, миграция особей и др.

Говоря об эволюционных процессах, необходимо четко сознавать, что особь, претерпевая онтогенетическое развитие, не имеет возможности эволюционировать. Такой способностью, как показал Ч. Дарвин, обладают виды, представляющие собой совокупность географически и экологически сходных популяций, каждая из которых способна эволюционировать, т. е. изменяться и приспосабливаться во времени и пространстве. Именно поэтому необходимо детальное изучение процессов, протекающих в популяциях — элементарных эволюционирующих структурах, для того чтобы понять основные факторы эволюции.

§ 53. Популяция — элементарная эволюционирующая структура

Популяция — Популяции из различных частей видового ареала — Возрастной и половой состав популяции

Популяция. Живые организмы в природе, как правило, не живут поодиночке, а образуют более или менее постоянные группы. Причин для образования таких групп достаточно много, но главные из них заключаются в том, что организмы, принадлежащие одному виду, скапливаются в местах, наиболее благоприятных для их существования и размножения.

В самом широком смысле термин «популяция» означает совокупность объектов, в биологии он используется для обозначения группы особей одного вида. В эволюционной и генетической трактовке этот термин используется еще более конкретно, часто говорят при этом о свободно скрещивающейся, или менделевской, популяции. *Совокупность особей одного вида, длительно населяющих определенное пространство, размножающихся путем свободного скрещивания и в той или иной степени изолированных друг от друга, называют популяцией.* Необходимо отметить, что такое определение применимо только к размножающимся половым путем раздельнополым видам.

Таким образом, в генетическом смысле *популяция — это пространственно-временная группа скрещивающихся между собой особей одного вида.* Связи родителей с потомками обеспечивают непрерывность популяции во времени, а скрещивания особей из разных частей популяции обеспечивают ей пространственное единство. Численность популяции может меняться в результате изменения условий среды обитания, колебаний смертности и рождаемости, а также притока или оттока особей из других популяций. Наконец, популяции могут объединяться или разделяться, возникать и вымирать. Важно при этом, что популяции постоянно изменяются и эти изменения представляют собой элементарные эволюционные процессы.

Популяции из различных частей видового ареала. Физико-географические, а также экологические условия обитания в пределах видового ареала далеко не однородны, поэтому и распределение популяций также неравномерно. Неравномерность распределения может выражаться в двух главных формах: «островной», где между группами популяций особи данного вида отсутствуют, и в форме

«сгущений», где весь ареал населен организмами данного вида, но встречаются особо плотно заполненные зоны (рис. 136).

Примером островного распределения могут служить березовые колки в западно-сибирской лесостепи. В средней полосе России, напротив, распределение берез по ареалу больше соответствует форме сгущений: встречаются чистые березняки с высокой плотностью деревьев на единицу площади, в других местах — смешанные леса и луга, их плотность существенно снижается. Вполне понятно, что и свойства популяций из разных зон отличаются. Одни популяции очень многочисленны, характеризуются высокой плотностью и окружены подобными популяциями, другие малочисленны и находятся на краю ареала. Все это приводит к различной интенсивности миграции, изменению частоты близкородственных скрещиваний, неодинаковому воздействию различных форм естественного отбора. Популяции, находящиеся на границах видового ареала, как правило, немногочисленны, и в них может возрастать частота близкородственных скрещиваний, что повышает вероятность гомозиготизации многих мутаций.

Возрастной и половой состав популяции. Две популяции, имеющие равную численность, могут сильно отличаться друг от друга по составу. Например, в одной популяции может быть много молодых особей, а в другой — взрослых, или может существенно отличаться соотношение особей мужского и женского пола у обоеполых видов. Популяции некоторых видов устроены весьма просто. Например, у большинства дальневосточных лососей половозрелые рыбы входят в реки, достигают нерестилищ и после нереста гибнут. Мальки вскоре скатываются в море, где составляют одновозрастную популяцию. Спустя положенный срок они тоже идут на нерест, и цикл повторяется. Популяции других видов нередко организованы сложно: размножающиеся особи могут относиться к перекрывающимся поколениям. Так, популяции многих видов древесных растений, возраст деревьев в которых может достигать сотен лет, состоят из многочисленных различающихся по ряду характеристик групп. К тому же при перекрестном оплодотворении

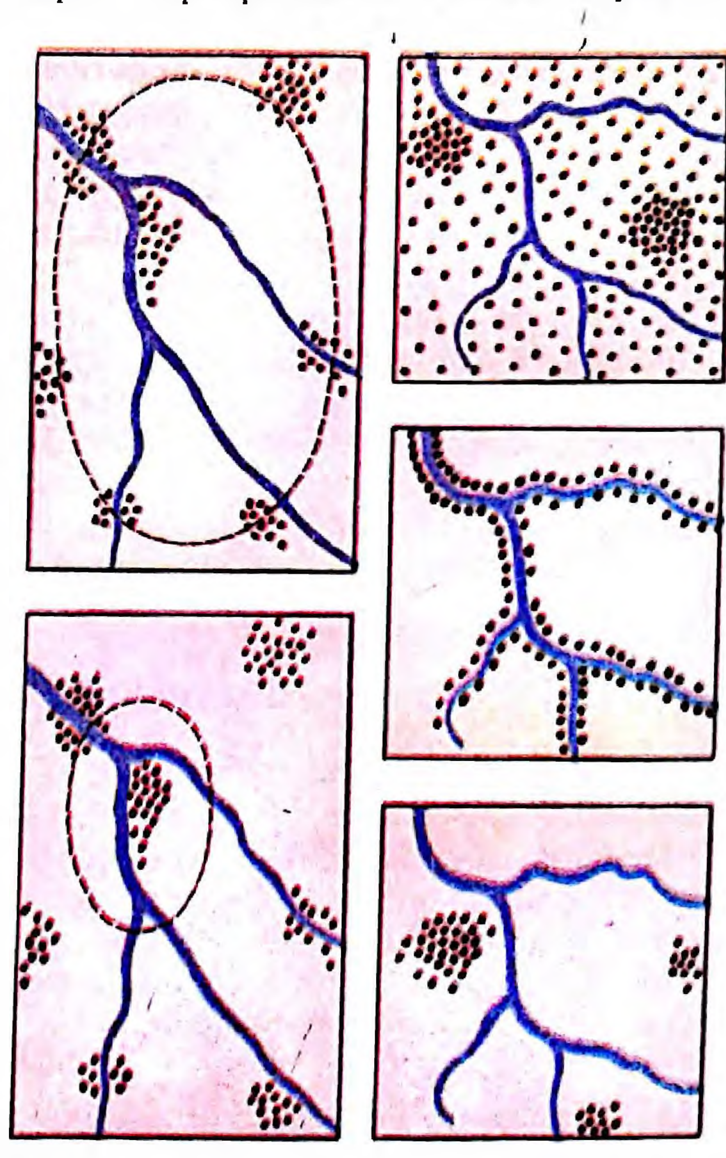


Рис. 136. Типы распределения особей внутри ареала популяции.

Бо́льшая или меньшая изолированность отдельных совокупностей зависит от радиуса индивидуальной активности особей (показано пунктиром)

пыльца может принадлежать особям различных поколений. Для многих видов возрастная структура — неустойчивая характеристика, что является следствием разнообразных влияний.

Очень большое значение имеет соотношение полов в популяциях обоеполых организмов, особенно в половозрелых возрастных группах. Это в первую очередь относится к большинству видов животных и к двудомным растениям, в меньшей степени к однодомным растениям с раздельнополыми цветками. В некоторых случаях популяции животных (ракообразные, насекомые) могут состоять только из самок, размножающихся партеногенетически, и тогда эффективность размножения достигает максимальных значений. Поскольку при описании генетических процессов в популяциях необходимо знать количество размножающихся особей, часто используют понятие *эффективная численность*, т. е. численность размножающихся особей.

Таким образом, можно прийти к заключению, что популяция является *элементарной биологической структурой, способной к эволюционным изменениям*. Действительно, хотя виды состоят из организмов, сами организмы не способны претерпевать эволюционные преобразования. Отдельная особь от появления до исчезновения испытывает лишь онтогенетические изменения, а изменения генотипов, без которых эволюционный процесс немыслим, возможны лишь во времени в группах особей, т. е. в популяциях.

?

1. Какую группу особей можно назвать популяцией? Назовите основные характеристики популяции.

2. Укажите на механизмы, обеспечивающие пространственное и временное единство особей в популяции.

3. Какие изменения и под действием каких факторов могут происходить на уровне популяции?

4. Приведите примеры больших и малых популяций растений и животных, увиденных вами в природе. От чего может зависеть численность особей в популяции?

§ 54. Генетическая изменчивость в природных популяциях

Генофонд — Частоты генов и генотипов — Изучение генетической изменчивости — Изучение хромосомного полиморфизма — Уровень гетерозиготности природных популяций — Гетерозиготность и величина комбинативной изменчивости

Генофонд. *Генофондом называют совокупность генотипов всех особей популяции.* В науку это представление ввел крупный отечественный генетик А. С. Серебровский. Богатство генофонда непосредственно зависит от аллельного разнообразия. Это означает, что в популяции, где аллельное разнообразие по конкретному гену отсутствует, все особи имеют идентичный генотип по данному гену, например *AA*. *Гены, у которых в популяции обнаруживаются два и более аллельных варианта, называются полиморфными.* Очевидно, что при двух аллелях существует три генотипа (*AA*, *Aa*, *aa*), при трех аллелях — шесть генотипов, а далее их количество быстро возрастает по формуле числа сочетаний с повторением элементов:

$c_n^2 = \frac{(n+1)!}{2(n-1)!}$, где c_n^2 — число сочетаний (генотипов) из n элементов

(аллелей) по два; n — количество множественных аллелей в локусе; $(n+1)!$ — факториал $1 \cdot 2 \cdot 3 \ldots \times \times (n+1)$. (Например, при четырех аллелях число возможных генотипов равно:

$c_4^2 = \frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} + 10$.) Однако необходимо иметь в виду, что по несцепленным локусам комбинирование осуществляется независимо и даже при небольшом числе полиморфных локусов достигает астрономических значений: 4^n — число комбинаций гамет, n — количество локусов.

Таким образом, богатство генофонда вида определяется не только аллельным разнообразием, т. е. полиморфностью локусов, но и разнообразием комбинаций аллелей. Резкое уменьшение численности вида естественно ведет к сокращению аллельного разнообразия и количества комбинаций. Поэтому столь актуально сохранять генофонды диких и культурных видов, не допускать резкого обеднения. От уровня генетического разнообразия в значительной степени зависит интенсивность процессов, протекающих в популяциях.

Частоты генов и генотипов. Изучение любой популяции начинается с описания фенотипов особей, что часто ведет к обнаружению изменчивости, значительная часть которой основывается на генетическом полиморфизме. Генетический анализ позволяет определить природу и тип наследования интересующих исследователя признаков, а также установить соответствие между обнаруживаемыми в популяции фенотипами и их генотипами. Для простейшего диаллельного аутосомного локуса возможны три генотипа: *АА*, *Аа*, *аа*, которым в отсутствие доминирования соответствуют три фенотипа. Численность генотипов равна соответствен-



Александр Сергеевич Серебровский (1892—1948) — отечественный генетик. Первым предложил метод определения размеров гена в условных единицах перекреста; высказал и сформулировал представление о делимости гена. Разрабатывал математические методы для решения генетических проблем



Сергей Сергеевич Четвериков (1880—1959) — отечественный генетик. Основное направление исследований — генетика популяций. Сформулировал основные положения популяционной генетики. Исследовал изменчивость в природных популяциях

но n_1, n_2, n_3, а их суммарная численность составляет N. Тогда частота генотипа $AA - r_1 = \frac{n_1}{N}$, $Aa - r_2 = \frac{n_2}{N}$, $aa - r_3 = \frac{n_3}{N}$, сумма $r_1 + r_2 + r_3 = 1$, или 100%.

Для описания генетической структуры популяции важно определить частоты аллелей. Поскольку аллель A входит в состав гомозигот и гетерозигот, его частота равна: $p = \frac{2n_1 + n_2}{2N} = \frac{n_1 + {}^1/_2 n_2}{N}$. В каждом рассматриваемом локусе имеется $2N$ аллелей, когда речь идет о популяции диплоидных организмов. Частота аллеля a равна: $q = \frac{n_2 + 2n_3}{2N} = \frac{{}^1/_2 n_2 + n_3}{N}$, сумма частот аллелей $p + q = 1$. Частоты аллелей можно вычислить из частот генотипов, поскольку $p = r_1 + {}^1/_2 r_2$, $q = {}^1/_2 r_2 + r_3$, т. е. частота аллеля A равна сумме частоты генотипа AA и половине частоты генотипа Aa. По аналогии определяется частота аллеля a.

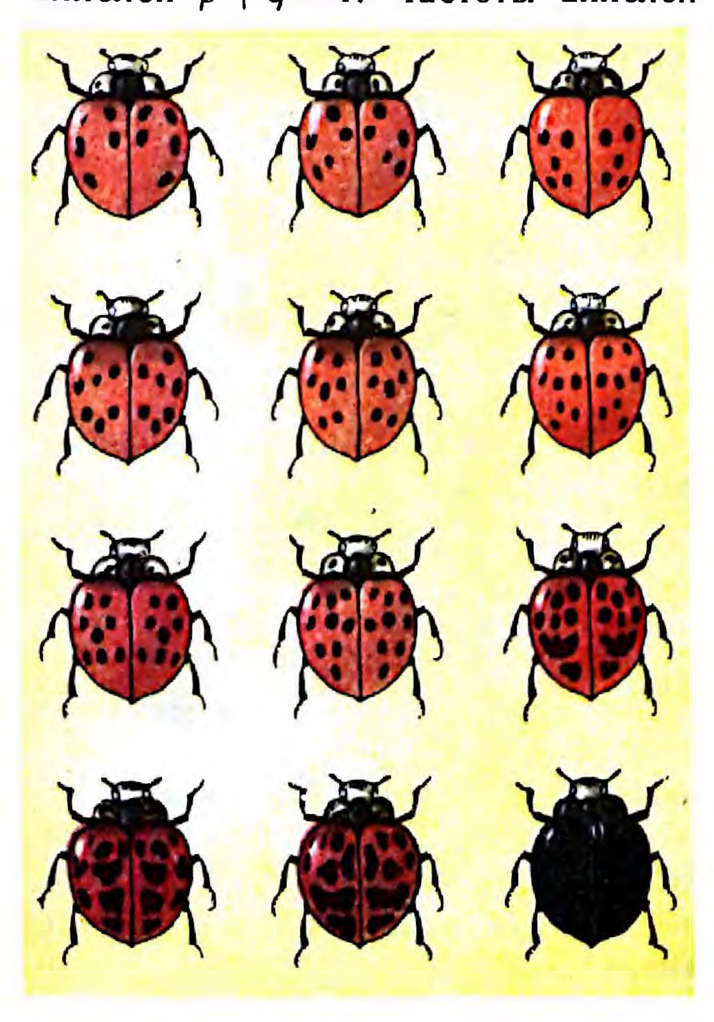


Рис. 137. Внутривидовая генетическая изменчивость узоров надкрылий у божьей коровки

Расчет частот аллелей в случае, когда их число в данном локусе превышает два, происходит по тем же правилам, что и в случае двух аллелей.

Изучение генетической изменчивости. Долгое время проблема регистрации наследственной изменчивости оставалась открытой. В 20-х годах крупный вклад в ее решение внес выдающийся советский генетик С. С. Четвериков. Вместе со своими учениками он приступил к систематическому изучению генетической изменчивости в природных популяциях дрозофил. Выловленные в природных популяциях особи подвергались индивидуальному генетическому анализу, осуществлялись также близкородственные скрещивания. В результате появилась возможность оценить частоты доминантных и рецессивных мутаций, затрагивающих главным образом морфологические признаки: окраску, форму, пропорции тела и т. д. (рис. 137). Выводы, полученные в этих исследованиях, оказались справедливыми и для других видов: *природные популяции насыщены рецессивными мутациями.*

В 1926 г. С. С. Четвериков опубликовал знаменитую работу «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», с которой начался новый этап развития эволюционной теории. В этой статье он, в частности, отметил, что популяция, подобно губке, впитывает рецессивные мутации, оставаясь при этом фенотипически однородной. Существование та-

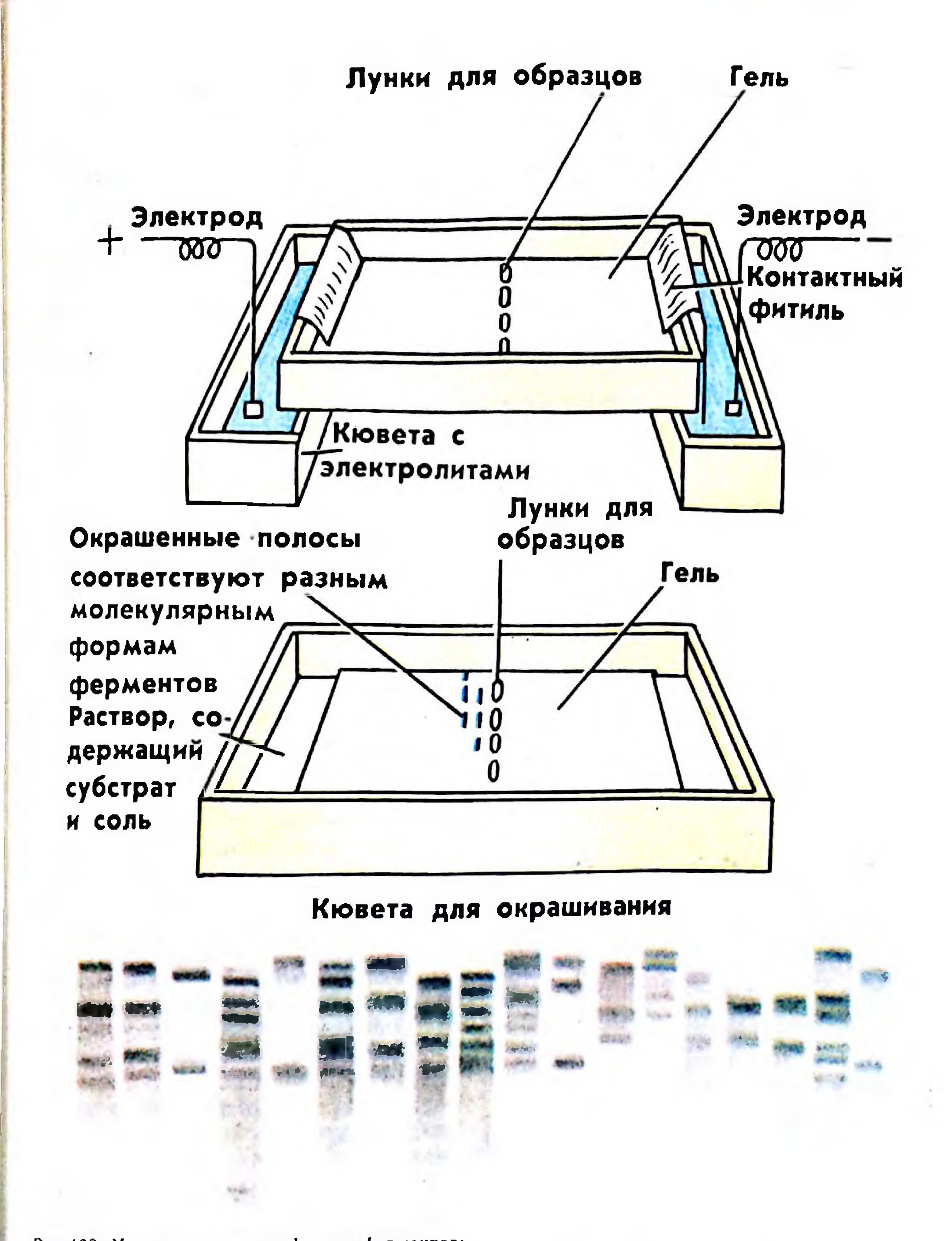


Рис. 138. Метод гель-электрофореза ферментов:

вверху — аппарат для проведения электрофореза; *внизу* — электрофореграмма белков (ферментов эстераз) у дафний

кого скрытого резерва наследственной изменчивости создает возможность для эволюционных преобразований популяций под воздействием естественного отбора.

В 1928—1929 г. американский генетик Г. Мёллер разработал точные методы учета летальных мутаций и, таким образом, сделал доступным для исследования еще один класс мутаций. Выяснилось, что природные популяции изученных видов насыщены рецессивными летальными мутациями.

В начале 60-х годов популяционная генетика приобрела новый мощный способ изучения изменчивости — метод электрофореза в геле (рис. 138).

После специальной подготовки образцы, содержащие ферменты и другие белки, наносят на гель (крахмальный, полиакриламидный или какой-либо иной) и затем подключают на определенное время постоянный электрический ток. Белки в зависимости от своего заряда и молекулярной массы начинают двигаться с различной скоростью. После отключения тока гель помещают в специальный раствор, где интересующие исследователя белки окрашиваются. Главное достоинство метода состоит в том, что по числу и расположению полос в геле можно сделать вывод о генетической конституции особи. Изучив наследование быстро и медленно мигрирующих вариантов белка, можно легко отличить по расположению и количеству полос гомозигот от гетерозигот. Следовательно, появляется возможность изучать генетический полиморфизм в природных популяциях (рис. 138). К настоящему времени с помощью метода электрофореза в геле изучены тысячи видов животных, растений, микроорганизмов по многим десяткам генов. Популяционная генетика получила громадное количество очень ценной информации.

Изучение хромосомного полиморфизма. Важным источником изменчивости в популяции выступают различные хромосомные мутации (см. § 35). Идеальным объектом для изучения хромосомной изменчивости служили дрозофила и другие представители отряда двукрылых, имеющие политенные хромосомы. Изучая рисунок полос и строение политенных хромосом, можно достаточно легко выявлять различные типы хромосомных перестроек: делеции, дупликации, инверсии, транслокации и т. д. (см. рис. 97).

Современные методы изучения хромосом, как вы знаете, позволяют изучать структуру любых митотических хромосом, используя методы дифференциального окрашивания. У различных видов спектр хромосомной изменчивости может быть различен. Например, для многих видов дрозофил типичен *инверсионный полиморфизм*, а для домовой мыши из популяций Южной Европы полиморфизм по *робертсоновским транслокациям* (рис. 139, 140). Значение хромосомной изменчивости в формировании структуры генотипа, его функционировании и видообразовании очень велико.

Уровень гетерозиготности природных популяций. Принятой мерой генетической изменчивости может служить гетерозиготность (H) популяции, равная средней частоте особей, гетерозиготных по определенным локусам. Для ее установления сначала определяют частоты особей, гетерозиготных по каждому изученному локусу. После этого полученные значения усредняют по всем локусам:

$H=\frac{k_1+k_2+...+k_n}{n}$, где $k_{1...n}$ — частота особей, гетерозиготных по 1, 2 ...n локусам. Пусть установлена частота гетерозигот по пяти локусам в данной популяции, тогда

$$H=\frac{0{,}30+0{,}42+0+0{,}8+0{,}20}{5}=0{,}2.$$



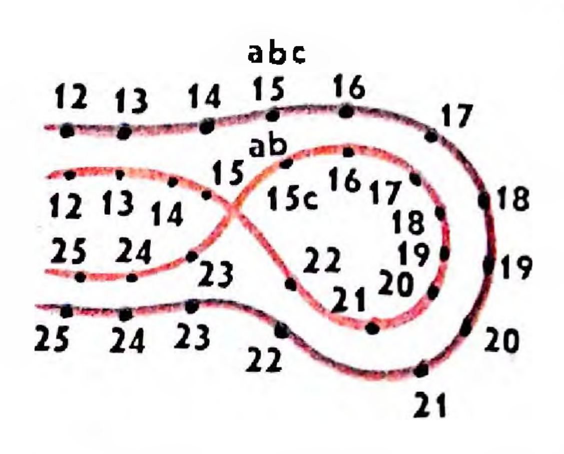


Рис. 139. Инверсия в политенной хромосоме (Chironomus plumosus).

Сверху вниз — нормальная хромосома, гомологичная хромосома с инверсией и конъюгация двух хромосом. *Внизу* — схема конъюгации двух хромосом. Для того чтобы гомологичные участки 15 с — 22 полностью совместились, инвертируемая хромосома делает петлю (изображено красным цветом), а другая — образует выступ, окружающий эту петлю. Цифры обозначают номера районов согласно хромосомной карте; abc — место разрыва хромосомы

Следовательно, средняя гетерозиготность изучаемой популяции составляет 0,2, или 20%. Естественно, оценка гетерозиготности популяции тем точнее, чем большее количество генов изучено.

В том случае, когда необходимо оценить гетерозиготность какого-либо вида, следует суммировать данные по средней гетерозиготности всех изученных популяций и разделить на их число. У различных видов организмов гетерозиготность колеблется в широких пределах (рис. 141).

Таким образом, накопленные данные позволяют сделать вывод о существовании значительной генетической изменчивости в природных популяциях. Дальнейшие исследования могут только увеличивать существующие оценки. В большинстве локусов нет смысла выделять аллели «нормальные» или дикого типа и противопоставлять им мутантные. Полиморфизм для большого числа генетических систем — обычное состояние. В процессе эволюции происходят, по-видимому, постоянные изменения частот и вариантов аллелей во многих локусах. Важно отметить, что аллели действуют не изолированно друг от друга, а в сложнейшей системе генотипа и живого организма. По этой причине их взаимная «подгонка» необходима. Именно благодаря этому явлению некоторые вновь возникающие мутации оказываются вредными, элиминируются из природных популяций либо встречаются с очень низкой частотой.

Гетерозиготность и величина комбинативной изменчивости. Понятно, что чем выше уровень гетерозиготности в свободно скрещивающейся популяции, тем больше количество различных сочетаний аллелей у потомков. У человека средняя гетерозиготность составляет 6,7%. Признав

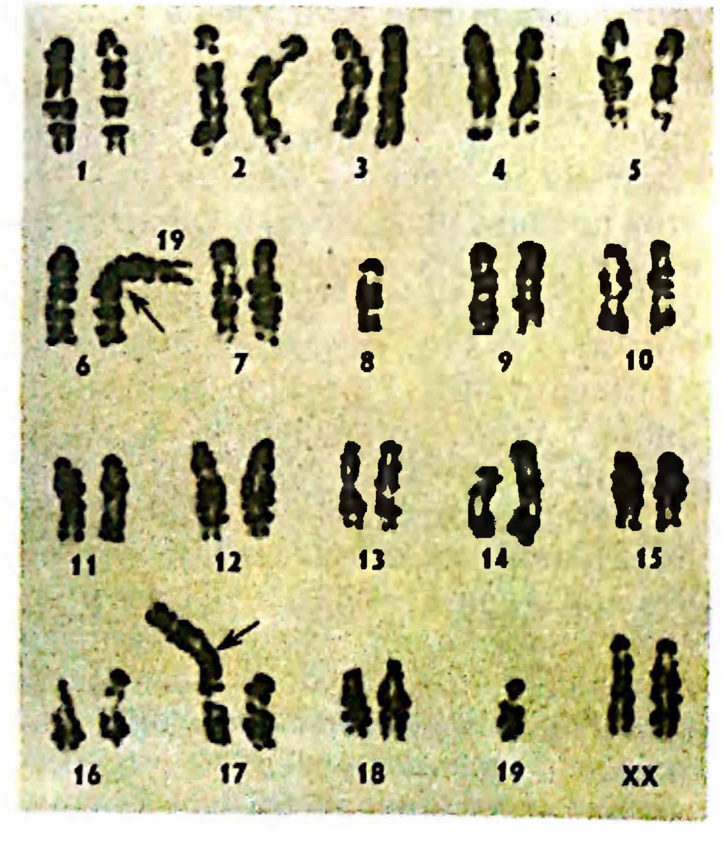
Мыши с нормальным кариотипом

Гибриды

Мыши с робертсоновской транслокацией

Тицино
Милан
Лоди
Адда
Павия
По
Ольо
Минчо
Кремона
По

Рис. 140. Полиморфизм по робертсоновской (центрической) транслокации у домовой мыши: *вверху* — карта района Ломбардии, где встречаются популяции мышей с различными кариотипами; *внизу* — кариотип мыши, гомозиготной по робертсоновской транслокации, вовлекающей 6-ю и 17-ю хромосомы (стрелками показаны районы транслокации)



справедливой оценку, что у человека имеется примерно 100 тыс. локусов, мы придем к выводу, что каждый индивидуум будет гетерозиготен по 6700 локусам. Учитывая, что не все гены могут комбинироваться совершенно свободно благодаря их сцеплению в 23 парах хромосом, полагают, что потенциально индивидуум может продуцировать менее чем 2^{6700} гамет, т. е. числа, ожидавшегося при свободном комбинировании. Однако существование 10—15 полиморфных локусов на каждой хромосоме не вызывает сомнений: общее число свободно комбинирующихся полиморфных локусов составляет примерно 300 — (10—15) × 23. Следовательно, разнообразие гамет, которые

в принципе может произвести индивидуум, оценивается величиной примерно 2^{300} (10^{30}) различных по аллельному составу гамет, а число зигот, образующихся от их слияния, превысит $3^{300} \approx 10^{100}$. Ни один человек, ни даже все человечество за время своего существования не произведет такого количества гамет и зигот. Следовательно, возможности комбинативной изменчивости в формировании индивидуумов с различными генетическими свойствами практически безграничны даже в случае прекращения мутационной изменчивости. Хотя нет сомнений в том, что источником всей генетической изменчивости служат мутации, их непосредственный вклад в каждом поколении в общем объеме уже накопленной изменчивости совсем не велик.

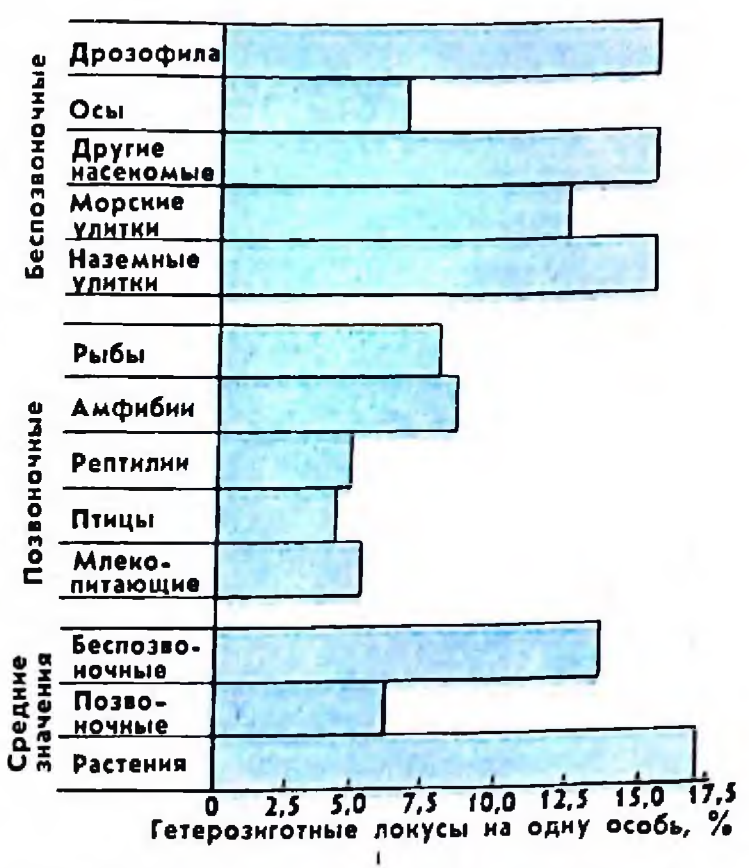


Рис. 141. Генетическая изменчивость в природных популяциях.

Данные получены методом электрофореза в геле

? 1. От чего зависит разнообразие генофонда популяции?

2. Почему так важно сохранить генофонды ныне живущих видов животных и растений? Какие практические меры можно для этого предпринять? Ваши предложения.

3. Как определяются частоты аллелей в популяции для одного аутосомного локуса?

4. Какую помощь в выживании вида может оказать скрытый резерв наследственной изменчивости?

5. Как можно определить уровень гетерозиготности популяции и почему можно считать, что каждый организм, размножающийся половым путем, генетически индивидуален?

§ 55. Принцип популяционного равновесия. Закон Харди — Вайнберга

Виды скрещиваний — Закон Харди — Вайнберга — Популяционное равновесие и пол — Биологический смысл закона Харди — Вайнберга

Виды скрещивания. Свободное скрещивание. Важная характеристика популяции — тип скрещивания, осуществляющийся в ней. Наиболее простой и распространенный тип — свободное скрещивание. Это значит, что встреча гамет в пределах какой-либо популяции происходит случайно. В других случаях, когда скрещивание носит выборочный или направленный характер, труднее проследить общие закономерности изменения частот аллелей и генотипов в популяциях.

Стабилизирующее скрещивание. Анализируя процессы, протекающие в свободно скрещивающейся популяции, английский ученый К. Пирсон в 1904 г. установил

существование закономерностей, описывающих ее генетическую структуру. Это обобщение, получившее название *закона стабилизирующего скрещивания* (закон Пирсона), может быть сформулировано так: *в условиях свободного скрещивания при любом исходном соотношении численности гомозиготных и гетерозиготных родительских форм в результате первого же скрещивания внутри популяции устанавливается состояние равновесия, если исходные частоты аллелей одинаковы у обоих полов.*

Следовательно, какой бы ни была генотипическая структура популяции, т. е. вне зависимости от исходного состояния, уже в первом поколении, полученном от свободного скрещивания, устанавливается состояние популяционного равновесия, описываемое простой математической формулой, приведенной ниже.

Закон Харди — Вайнберга. Проследим за поведением в популяции

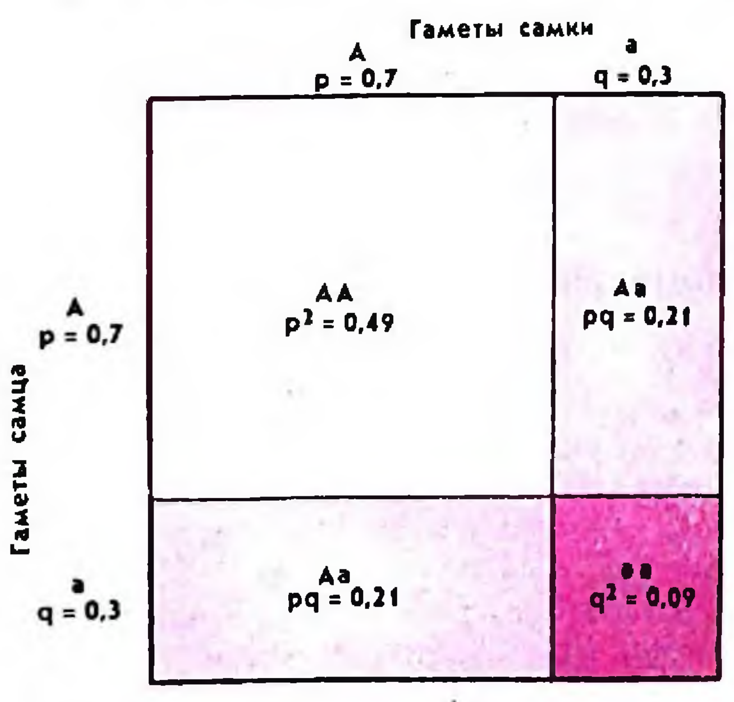


Рис. 142. Геометрическое представление взаимосвязи между частотами аллелей и частотами генотипов в соответствии с законом Харди — Вайнберга

двух аллелей A и a, имеющих произвольные частоты p и q. Скрещивание в такой популяции можно записать следующим образом: $(pA+qa)♂\times♀(pA+qa)$. Частоты трех возможных генотипов, полученных в данном скрещивании, выражаются уравнением:

$$\underset{A\quad a}{(p+q)^2} = \underset{AA}{p^2} + \underset{Aa}{2pq} + \underset{aa}{q^2}$$

Буквы нижней строки обозначают аллели и генотипы, а соответствующие частоты расположены над ними в первой строке. Для наглядности на рисунке 142 приведено графическое изображение закона Харди — Вайнберга.

Этот важный для популяционной генетики закон сформулировали в 1908 г. независимо друг от друга математик Дж. Харди в Англии и врач В. Вайнберг в Германии. Согласно этому закону, *частота гомозиготных и гетерозиготных организмов в условиях свободного скрещивания при отсутствии давления отбора и других факторов (мутации, миграция, дрейф генов и т. д.) остается постоянной*, т. е. пребывает в состоянии равновесия. В простейшем виде закон описывается формулой: $p^2AA+2pqAa+q^2aa=1$. Необходимо отметить, что закон Харди — Вайнберга, как и другие генетические закономерности, основывающиеся на менделевском принципе случайного комбинирования, математически точно выполняется при бесконечно большой численности популяции. На практике это означает, что популяции с численностью ниже некоторой минимальной величины не удовлетворяют требованиям закона Харди — Вайнберга.

Для локуса, имеющего более двух аллелей, закон Харди — Вайнберга

также выполняется и, например, в случае трех аллелей имеет вид:

$$p^2A_1A_1+q^2A_2A_2+r^2A_3A_3+$$
$$+2prA_1A_3+2qrA_2A_3=1.$$

Популяционное равновесие и пол. Закон Харди — Вайнберга и тесно связанный с ним закон Пирсона исходят из допущения о равенстве частот генов у самок и самцов. Если это условие не выполняется, то равновесие наступает только во втором поколении, поскольку в первом поколении происходит выравнивание соотношений аллелей у обоих полов. Таким образом, при неравенстве частот у особей, принадлежащих разным полам, имеет место некоторое запаздывание реализации закона стабилизирующего скрещивания. Однако после установления соотношения Харди — Вайнберга в дальнейшем разницы не наблюдается.

Все приведенные рассуждения верны для аутосомных локусов. Для генов, сцепленных с половой хромосомой, наблюдаются отличия. Для видов, у которых женский пол гомогаметный (XX), частоты генотипов у самок совпадают с равновесными частотами аутосомных генов, т. е. p^2 для AA, $2pq$ для Aa и q^2 для aa. У гетерогаметных самцов (XY) частоты генотипов совпадают с частотами аллелей, p для A и q для a. Поскольку самцы всегда получают свою единственную X-хромосому от матери, частоты их генотипов совпадают с частотами соответствующих аллелей в предыдущем поколении (рис. 143). Ясно также, что фенотипы, определяемые рецессивными аллелями, у самок встречаются реже (q^2), чем у самцов (q). Отношение этих двух величин равно $^q/_{q^2}={}^1/_q$. Исходя из этого легко установить, что при частоте рецессивного аллеля, обусловливающего дальтонизм (ослабленное

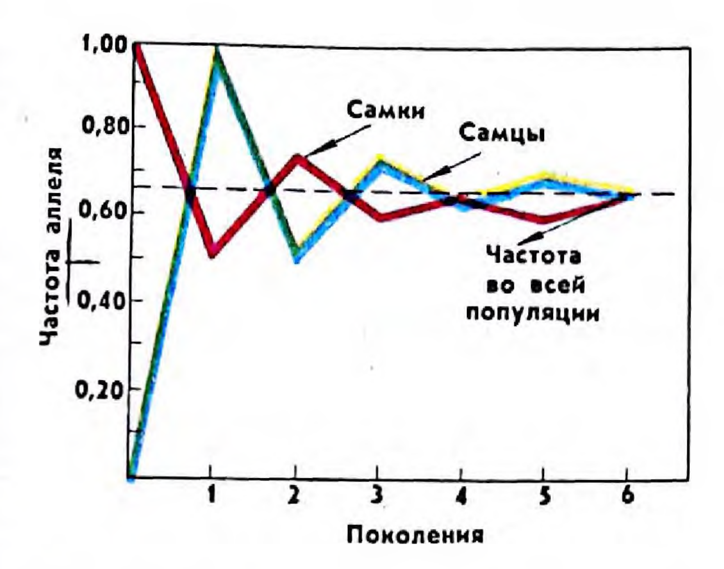


Рис. 143. Изменение частот аллелей в ряду поколений в сцепленном с полом локусе для случая, когда исходные частоты аллелей различны у представителей двух полов

цветоразличение), ~0,08 частота дальтонизма у мужчин в $1/0,08=$ $=12,5$ раз чаще, чем у женщин. У тех видов, где гомогаметным полом являются самцы, ситуация противоположная.

Биологический смысл закона Харди — Вайнберга. С. С. Четвериков дал четкую и лаконичную оценку свободного скрещивания, указав, что в нем самом заложен аппарат, стабилизирующий численности компонентов, т. е. частоты генотипов данной популяции. В результате свободного скрещивания происходит постоянное поддержание равновесия генотипических частот в популяции. Нарушение равновесия связано, как правило, с действием внешних сил и наблюдается только до тех пор, пока эти силы оказывают влияние. С. С. Четвериков полагал, что вид, как губка, впитывает в себя мутации часто в гетерозиготном состоянии, сам при этом оставаясь фенотипически однородным.

Иногда полагают, что организмы с доминантным фенотипом должны встречаться чаще, чем с рецессивным.

Однако это неверно. Все определяется частотой соответствующего аллеля. Существенно также то, что популяции, имеющие одинаковые частоты аллелей, не обязательно идентичны по частотам генотипов. Например, при частотах 0,6 *A* и 0,4 *a* возможны следующие варианты строения популяции:

Номер популяции	*AA*	*Aa*	*aa*	*p*	*q*
1	0,2	0,8	0	0,6	0,4
2	0,36	0,48	0,16	0,6	0,4
3	0,5	0,2	0,3	0,6	0,4
4	0,6	0	0,4	0,6	0,4

Хотя такие популяции отличаются по частотам генотипов, состояние популяционного равновесия наступит в первом же поколении от свободного скрещивания. Популяция № 2 уже находится в равновесии, остальные достигнут того же состояния: 84% будут иметь доминантный фенотип в случае полного доминирования, а 16% — рецессивный фенотип. В случае, если частота аллеля *A* — 0,1, равновесные частоты генотипов будут совсем иные: 0,01 *AA*, 0,18 *Aa* и 0,81 *aa*, следовательно, только 19% особей будут иметь доминантный фенотип.

Если частоты генотипов в популяции значительно отличаются от рассчитанных по формуле Харди — Вайнберга, можно утверждать, что данная популяция не находится в состоянии популяционного равновесия и существуют причины, препятствующие этому.

?

1. Почему в реальных природных популяциях, несмотря на влияние различных факторов среды, частоты генотипов часто соответствуют уравнению Харди — Вайнберга?

2. Почему менделевская равновесная популяция, описываемая законом Харди — Вайнберга, имеет чисто теоретическое значение и в природе не встречается?

3. Какие условия должны быть соблюдены для строгого выполнения закона Харди — Вайнберга?

4. Какие изменения происходят с частотами генов, сцепленных с половой хромосомой?

5. При изменяющихся или стабильных условиях среды популяция быстрее будет приближаться к равновесию?

§ 56. Миграция

Закономерности миграции аллелей — Миграция аллелей в человеческих популяциях

Закономерности миграции аллелей. Одной из существенных причин, ведущих к изменению частот аллелей и генотипов в популяциях, служит поток генов или миграция особей (семян, спор, пыльцы). Чем выше интенсивность миграции и чем больше разница в частотах аллелей, тем больше ее воздействие на популяционное равновесие и генотипические частоты. Не часто популяции представляют собой совершенно замкнутые системы. Обычно между ними происходит обмен генами, величина которого зависит от пространственной близости и других причин.

Рассмотрим популяцию, в которую с определенной частотой мигрируют особи извне и скрещиваются с исконными обитателями. Приняв долю пришельцев за m, можно определить, что в следующем поколении потомство получит долю генов, равную $(1-m)$, от исконных обитателей и m от пришельцев, если сумма частот генов в популяции равна

1. Если средняя частота аллеля A в популяциях, откуда происходит приток генов, составляет P, а в популяции, куда вливаются мигранты,— p_0, то частота аллеля A в ней составит:

$$p_1=(1-m)p_0+mP=p_0-m(p_0-p).$$

Выясним, как изменяется во времени разница в частотах аллелей между популяцией, в которую проникают мигранты, и окружающими популяциями. За одно поколение эта величина составит:

$$p_1-P=p_0-m(p_0-P)-P=p_0-mp_0-P+mP=(1-m)p_0-(1-m)P=(1-m)(p_0-P).$$

Через n поколений разница в частотах достигнет значения:

$$Pn-P=(1-m)^n(P_0-P).$$

Используя эту формулу, можно рассчитать частоту аллеля в изучаемой популяции через n поколений, если известны скорость проникновения мигрантов и исходные частоты (p_0 и P) аллеля AA:

$$P_n=(1-m)^n(p_0-P)+P.$$

Зная исходные частоты аллелей P и p_0, частоту аллеля в данное время и число поколений, в течение которых происходила миграция, можно определить интенсивность миграции или потока генов.

Миграция аллелей в человеческих популяциях. На примере гибридизации между белыми и неграми в США можно изучить динамику процесса. Поскольку смешанные браки в США принято относить к негритянскому населению, можно принять, что поток генов идет из белой популяции в негритянскую. Частота аллеля $R°$, контролирующего резус-фактор (см. § 52), у белого населения США составляет $P=0{,}028$. У африканских племен, откуда происходят американские негры, частота $p_0=0{,}630$. Число поколений, прошедших после того как негры были вывезены из Африки, оценивают как 10 поколений, и, наконец, частота аллеля $R°$ у современных американских негров $p_0=0{,}446$. Подставляя эти значения в формулу и производя расчеты, получаем $m=0{,}036$. Следовательно, поток генов от белого населения США к негритянскому протекал со средней интенсивностью ~3,6% за поколение. Исходя из этой оценки, можно полагать, что доля генов африканских предков составляет в настоящее время $(1-m)^{10}=0{,}694$ общего количества генов у негров в США. Остальные 30% генов они унаследовали от белых предков. Понятно, что эти расчеты носят условный характер и лишь указывают направление и интенсивность потока генов.

Поток генов — неотъемлемое свойство большинства популяций. *Важнейшее биологическое следствие потока генов — объединение всех популяций в единую видовую систему.* Прекращение миграции с неизбежностью вызывает обособление популяций и возникновение отличий в их генетическом составе.

1. Приведите примеры известных вам миграций животных и растений. Какова роль человека в процессах миграции живых организмов?

2. Какова роль миграции в генетических преобразованиях популяции?

3. Как изменится частота аллеля A в смешанной популяции, если исходная популяция состояла из 2 тыс. особей с частотой аллеля A, равной 0,6? (Сюда вписываются 500 особей с частотой аллеля A, равной 0,2.)

4. Какое генетическое значение имеет миграция организмов?

§ 57. Изоляция

Первичная изоляция — Вторичная, или репродуктивная, изоляция

Прекращение потока генов из популяции в популяцию может быть результатом различных событий и иметь неодинаковые эволюционные последствия. В подобных случаях говорят о существовании *изолирующих механизмов* — широкого комплекса явлений, связанных с резким ограничением или полным прекращением скрещивания представителей разных популяций и видов.

Первичная изоляция. Условно можно расчленить изоляцию на первичную и вторичную. *Первичная изоляция* рассматривается как процесс, прямо не связанный с действием естественного отбора. Она может быть результатом либо действия внешних факторов (тогда следует говорить о пространственной изоляции), либо разнообразия организмов и условий существования.

Пространственная, или *географическая, изоляция* — распространенное явление. Места обитания видов часто бывают неоднородны, и это приводит к так называемому островному распределению популяций. Представим себе популяции какого-либо вида растений, разбросанные в горах, и мы увидим типичный случай такого распределения. Популяции равных долин могут оказаться жестко изолированными друг от друга. Другой пример — обитатели водоемов, связь между которыми прекратилась.

Иногда случается, что представители отдельных видов животных, растений, микроорганизмов оказываются заброшенными на территории, весьма удаленные от видового ареала. Во всех таких ситуациях может формироваться одна или несколько изолированных популяций, практически полностью выпадающих из системы видовых отношений. Миграция в таком случае близка к нулевым значениям. Можно привести пример разорванности ареала у голубой сороки (рис. 144), обитающей на западе Европы и на Дальнем Востоке. Другой пример — прерывистый ареал у соболя, возникший вследствие его беспорядочного промысла (рис. 145).

Степень пространственной изоляции зависит от подвижности особей или способности распространения семян, пыльцы и размера физических преград. Основное эволюционное значение пространственной изоляции заключается в разрыве единого генофонда популяции или вида на несколько разобщенных. В изоляте эволюционный процесс протекает независимо от других популяций данного вида. Можно указать на три возможных исхода эволюции изолированных популяций: вымирание, восстановление связей с родительским видом и образование нового вида. Последняя возможность представляет наибольший интерес, хотя и реализуется редко.

Кроме пространственной изоляции следует указать еще на *экологическую изоляцию.* Эта форма биологической изоляции основывается на разнообразии организмов по экологии их размножения и предпочтительному местообитанию. Обычно они имеют предпочтение либо к размножению в определенных местах, либо в определенные сроки. Например, форели в озере Севан распадаются на шесть популяций, имеющих различные места нереста в реках и ручьях, питающих озеро.

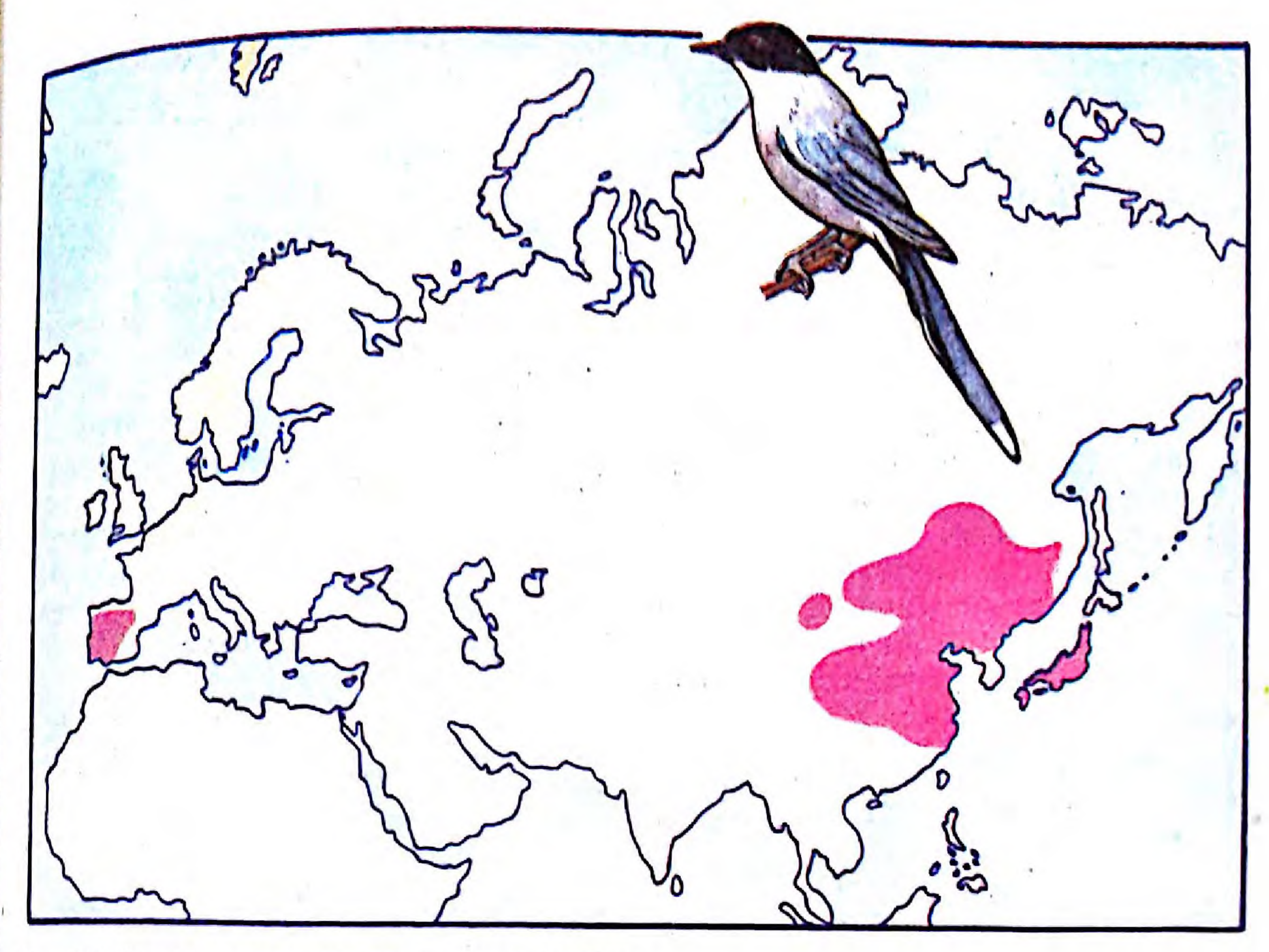


Рис. 144. Разорванность ареала у голубой сороки. Пример внутриконтинентального разрыва ареала

В других случаях решающее значение имеет *временная изоляция*. Убедительным примером служат популяции четных и нечетных лет у тихоокеанских лососей. Цикл развития этих рыб составляет два года, после чего они поднимаются в верховья рек, впадающих в океан, нерестятся и погибают. Популяции четных и нечетных лет могут жить по соседству друг с другом, но тем не менее они практически никогда не скрещиваются.

Сходные явления наблюдаются у некоторых растений, обитающих на сенокосных лугах: там формируются ранне- и позднецветущие формы. Сохраняются лишь те генотипы, которые успевают отцвести и дать зрелые семена либо до сенокоса, либо после него. Возникновение двух изолированных популяций, обитающих на одном месте, является результатом воздействия человека.

Эволюционная суть различных вариантов пространственной и экологической изоляции одинакова — разрыв единого генофонда вида на два либо большее число изолированных друг от друга генофондов (прекращение обмена между ними генетическим материалом; независимое протекание в изолированных частях вида эволюционного процесса). Его конечным результатом, хотя и с небольшой вероятностью, становится образование новых видов. Именно поэтому первичные формы изоляции рассматривают обычно как *пусковые механизмы* видообразовательного процесса.

Вторичная, или репродуктивная, изоляция. В отличие от первичной изоляции, роль предшествующих эволюционных событий в формировании репродуктивной изоляции между обособившимися видами имеет решающее значение. Обычно выделяют две группы изолирующих механизмов — презиготические и постзиготические.

Презиготические механизмы направлены на предотвращение скрещивания и образование зигот у представителей разных видов. Кроме уже упоминавшейся экологической изоляции необходимо указать на важное значение этологической, морфологической и других форм изоляции.

Этологическая изоляция свойственна только животным. Сложный ритуал опознания брачного партнера (рис. 146) генетически запрограммирован и практически полностью исключает возможность участия животных другого, хотя и близкого вида в спаривании. Знаменитый тетеревиный ток — пример этологической изоляции. Чужак из другого вида не сможет в нормальных условиях успешно конкурировать, выполняя необходимые звуки и позы.

Морфологические отличия близких видов, связанные с окраской и размером особей, а также особенностями строения половых органов, тоже представляют собой существенный барьер, препятствующий гибридизации разных видов. Значительной преградой служит гибель гамет или

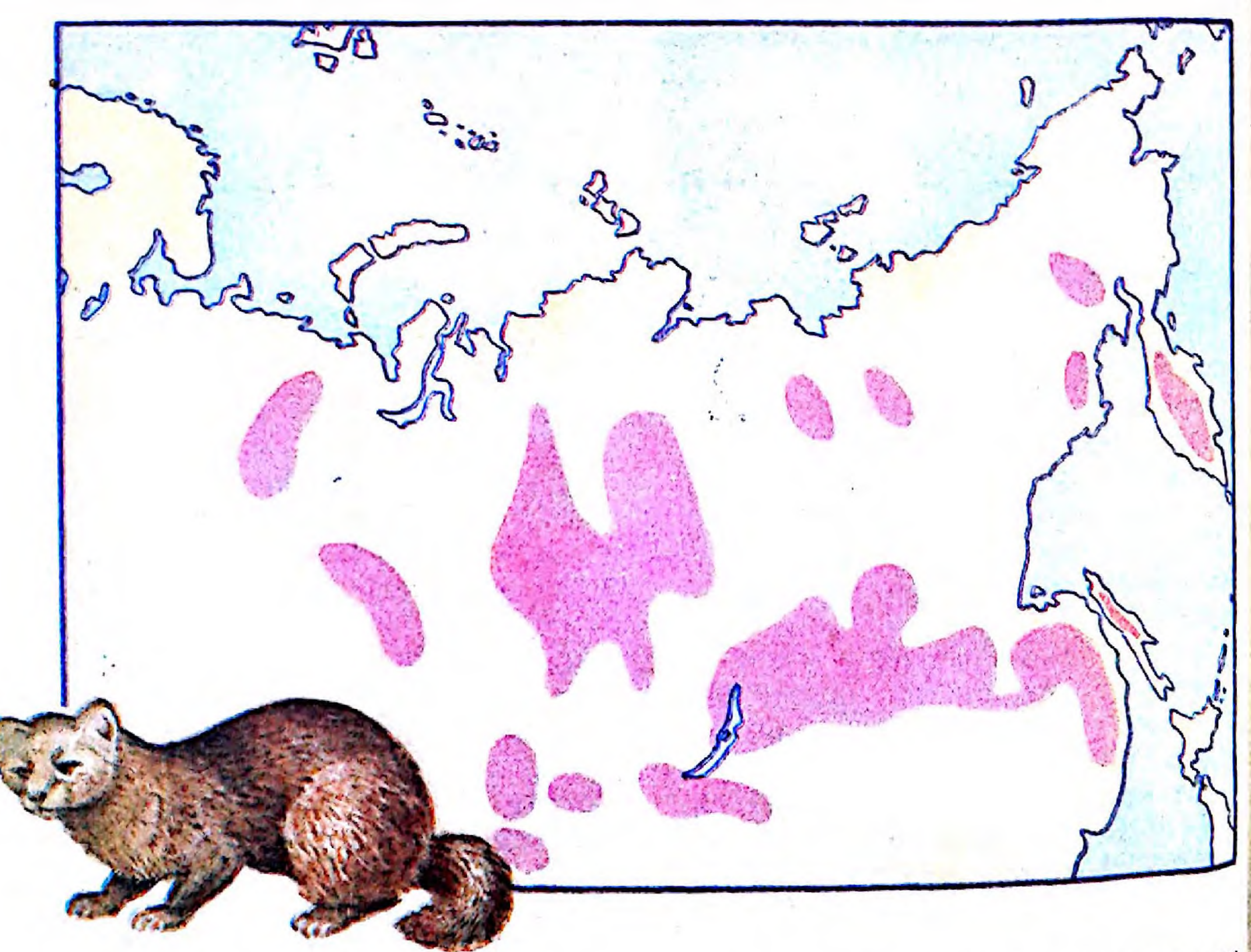
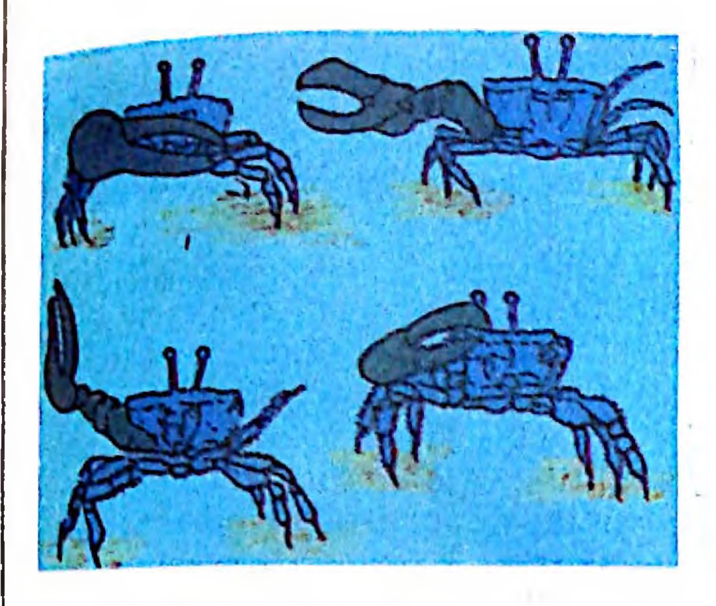


Рис. 145. Мозаичный ареал соболя, сформировавшийся из сплошного ареала в результате истребления вида



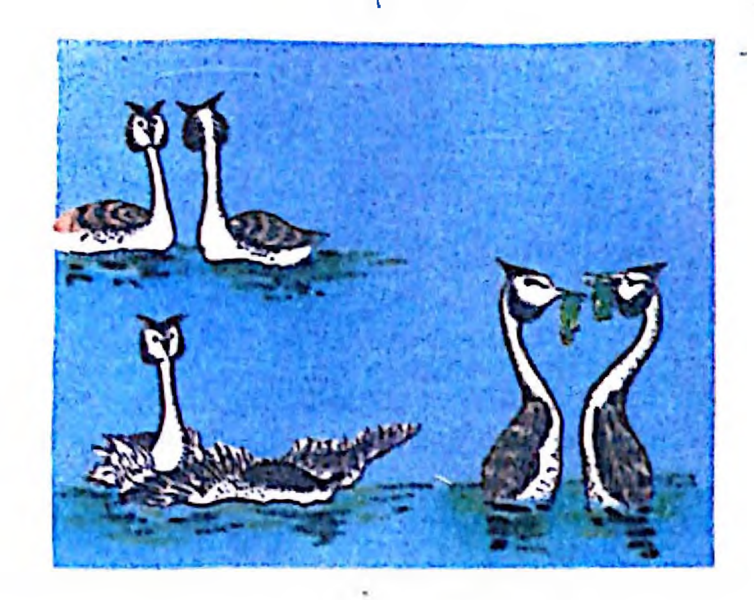


Рис. 146. Брачный ритуал.

Слева: брачный танец самца одного из видов крабов — выставляется напоказ огромная клешня. *Справа:* самец и самка *(вверху)* чомги стоят «лицом к лицу», распустив перья на голове и покачиваясь из стороны в сторону. Самец, глубоко окуная несколько раз голову, приближается к самке; совершается ритуальный обмен водным растением

их неспособность к оплодотворению при попадании к особям других видов. У многих цветковых растений чужеродная пыльца не способна прорастать на рыльцах. Это явление иногда называют ***физиологической изоляцией***.

В некоторых случаях презиготические механизмы репродуктивной изоляции оказываются недостаточно эффективными и скрещивание особей разных видов происходит. В этом случае включается группа постзиготических механизмов репродуктивной изоляции. В их числе: гибель гибридных эмбрионов, слабость, нежизнеспособность и стерильность гибридов. Многочисленные барьеры, препятствующие гибридизации видов, возникли в результате длительной предшествующей эволюции, и их главное значение состоит в охране генофонда вида, всей его генетической системы от проникновения извне чуждой генетической информации.

? 1. Какие виды изоляции вы можете назвать? Дайте их характеристику.

2. Приведите примеры случаев изоляции, в природе.

3. Как может влиять изоляция на генетические процессы, происходящие в популяции?

4. Попробуйте объяснить такое высказывание: изоляция оказывается фактором, усиливающим генетические различия между группами особей.

5. Почему изоляция — обязательное условие всякого достаточно длительного этапа эволюционного процесса?

6. Какова роль вторичной изоляции в поддержании стабильности генетической структуры вида?

9 Зак. 3064

§ 58. Случайные процессы в популяциях. Дрейф генов

Случайные колебания частот аллелей в популяциях ограниченного размера — Дрейф генов — Популяционные волны и дрейф генов

Случайные колебания частот аллелей в популяциях ограниченного размера. Ранее (§ 29) мы уже обсуждали статистическую природу генетических закономерностей и отмечали, что случайные отклонения результатов расщеплений при моногибридном и других типах скрещиваний от теоретически ожидаемых величин — явление обычное. Например, в опыте Г. Менделя во втором поколении соотношение желтых семян к зеленым составило 6022:2001 и не было точно равно 3:1. Если бы в этом опыте было получено не 8000 семян, а только 80, то вероятность получить соотношение, близкое к 3:1, была бы существенно ниже. Таким образом, ограниченность численности выборки потомков создает возможность для проявления случайных процессов.

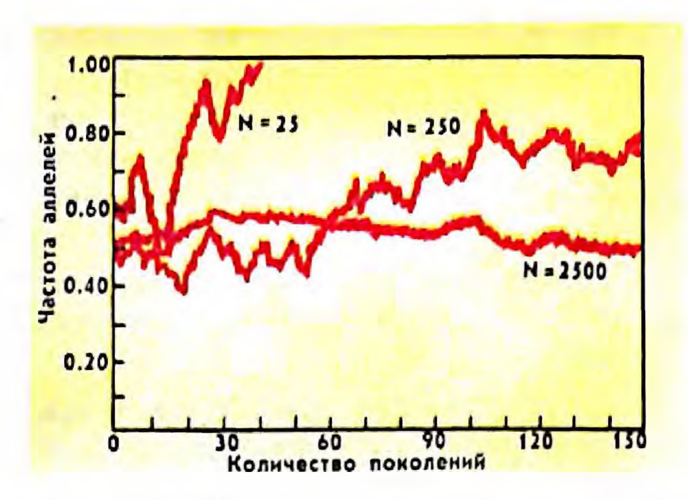


Рис. 147. Численность популяции и генетический дрейф.

Модель роли случайных явлений в изменении частоты аллелей в популяциях с разной численностью. Начальные частоты аллелей во всех трех популяциях были одинаковы и равны 0,50

В свободно скрещивающейся популяции к этому добавляется еще и случайность сочетания родителей, и по этой причине в малых популяциях закон Харди — Вайнберга постоянно нарушается. В реальных популяциях с ограниченной численностью частота аллеля в длинном ряду поколений определяет вероятности его появления в следующем поколении. Например, изменение частоты аллеля A с 0,6 до 0,7 означает, что вероятность его появления в следующем поколении становится 0,7, соответственно для аллеля a — 0,3. Благодаря этому случайные изменения частоты аллелей могут как бы накапливаться в ряду поколений. Однако случайные изменения происходят в любых направлениях до тех пор, пока частота аллеля не достигнет 0 (т. е. аллель исчезнет из популяции) либо 1, когда в данном локусе все аллели станут одинаковыми, например A.

Из рисунка 147 видно, что в большой популяции колебания частот аллелей из поколения в поколение малы, и они тем меньше, чем больше популяция. Наоборот, в малой популяции наблюдаются резкие колебания частот аллелей, и велика вероятность утраты одного аллеля. *Процесс случайного ненаправленного изменения частот аллелей в популяции* получил название *дрейфа генов*.

Дрейф генов. Дрейф генов (генетико-автоматические процессы) впервые открыли отечественные генетики Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов, а также американский генетик С. Райт и английский био-

лог Р. Фишер. С. Райт экспериментально доказал, что в малых популяциях частота мутантного аллеля меняется быстро, случайным образом, и с высокой вероятностью происходит либо утрата данного аллеля, либо его 100%-ной концентрации.

Опыт С. Райта был прост: в пробирки с кормом он посадил по две самки и два самца мух дрозофилы, гетерозиготных по гену A (генотип Aa). В таких искусственно созданных популяциях частота обоих аллелей была равна и составила 0,5. Спустя 16 поколений оба аллеля остались в 26 популяциях из 96 исходных, в 41 популяции зафиксировался аллель A, в 29 популяциях аллель a. Таким образом, в малой популяции легко наблюдать утрату одних аллелей и фиксацию других.

На рисунке 148 показано изменение частот аллелей в сходном опыте на последовательных поколениях в 107 лабораторных популяциях дрозофил, состоящих из 16 особей. В каждой популяции отбирались случайно восемь самцов и восемь самок. В исходном поколении все мухи были гетерозиготны по аллелям bw и bw^{75} (рецессивные аллели определяют коричневую окраску глаз). Нетрудно подсчитать, что общее количество аллелей у родителей равнялось в каждом поколении $32=16 \cdot 2$. Исходная частота обоих аллелей была равна 0,5, но в ходе эксперимента распределение становилось все более широким, а после 12-го поколения отчетливо оформились две группы популяций, утративших один из двух аллелей. В 19-м поколении в 30 популяциях был зафиксирован аллель bw и в 28 популяциях аллель bw^{75}. При длительном продолжении подобного эксперимента следует ожидать, что остались бы только два крайних типа популяции.

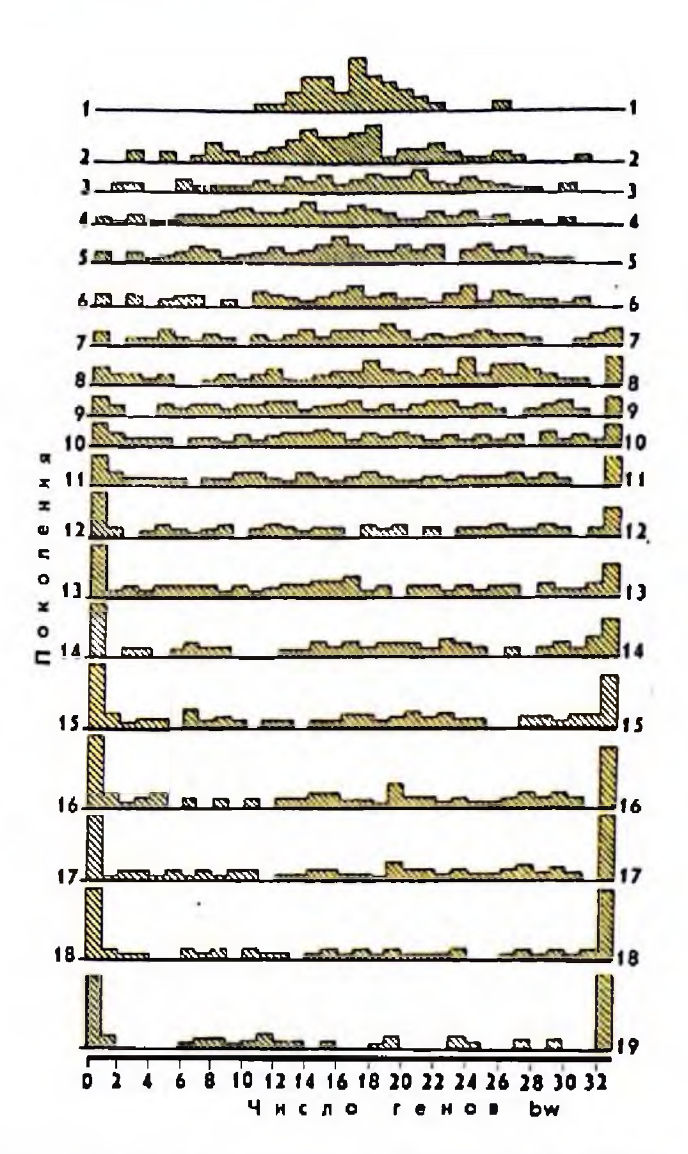


Рис. 148. Распределение частот аллелей в 19 последовательных поколениях у 107 линий D. melanogaster, каждая из которых состояла из 16 особей

Возвращаясь к опыту С. Райта, важно подчеркнуть, что, несмотря на снижение жизнеспособности мутантных особей и, следовательно, вопреки естественному отбору, в некоторых популяциях мутантный аллель полностью вытеснил нормальный. Это и есть один из существенных результатов случайного процесса дрейфа генов.

Популяционные волны и дрейф генов. В природных условиях периодические колебания численности различных организмов очень распространены. На рисунке 149 в качестве примера показаны изменения числен-

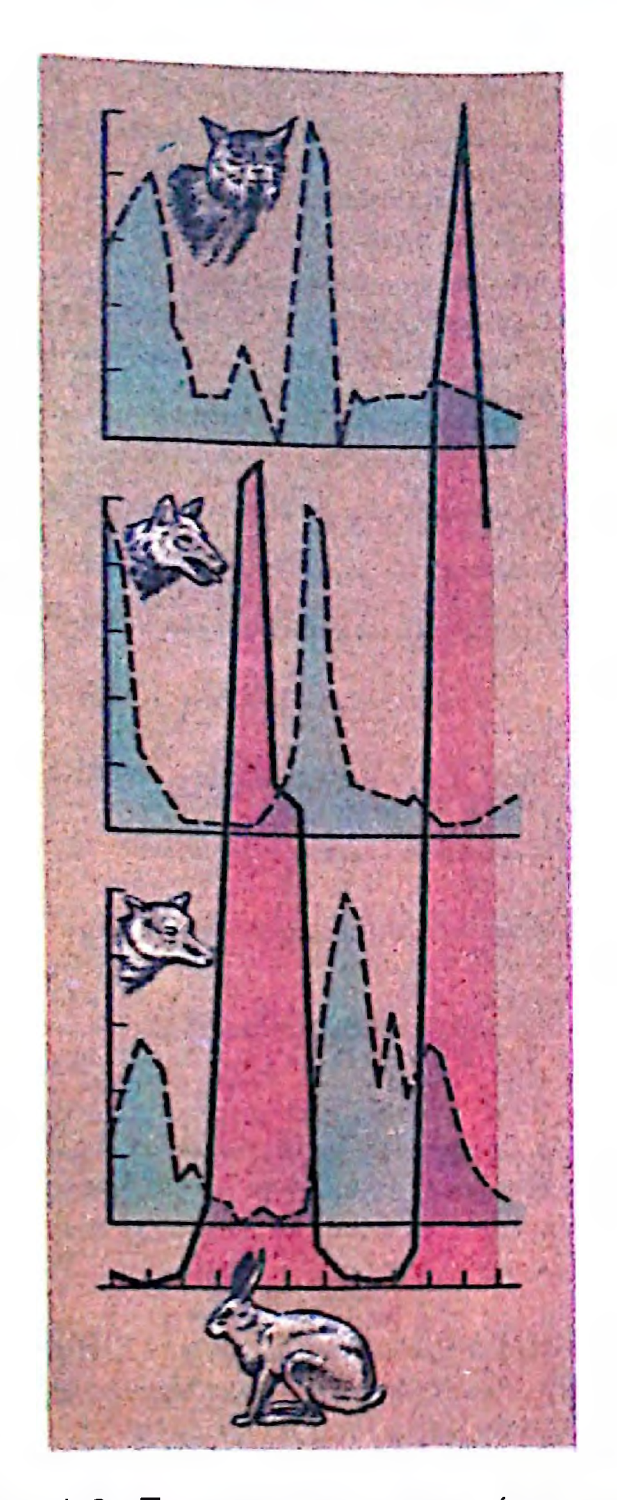


Рис. 149. Популяционные волны (динамика численности зайцев и хищников)

ности популяции хищника и жертвы. Видно, что в различные годы происходит резкое возрастание и падение численности животных, причем изменение численности жертвы как бы опережает численность хищника. С. С. Четвериков одним из первых обратил внимание на периодические колебания численности популяции. *Колебания численности особей, составляющих популяцию, получили название популяционных волн.*

Популяционные волны — одна из частых причин дрейфа генов. Особенно сильно колебания численности выражены у насекомых и других мелких животных, размер весенней популяции у которых обычно в 1000 раз меньше осенней. Случайное выживание особей в период зимовки может увеличить концентрацию данной мутации в 1000 раз. В экспериментах доказано, что влияние резкого сокращения численности популяции на ее генотипический состав даже в одном-двух поколениях прослеживается спустя десятки поколений после достижения популяцией большой численности. Такой эффект, когда популяция проходит период малой численности, получил название «бутылочное горлышко».

Другой сходный процесс американский биолог Э. Майр назвал *эффектом основателя.* Популяции многих видов, обитающие в труднодостижимых местах, например на океанических островах, в горных озерах, происходят от одной или нескольких особей. Благодаря случайности генотипов основателей таких популяций частоты аллелей в них могут сильно отличаться от частот генов в исходных популяциях. Это обстоятельство может повлиять на эволюцию таких вновь возникающих изолированных популяций.

Изучение некоторых популяций человека дает убедительные примеры влияния случайных процессов на частоты аллелей по многим локусам. Известно, что предками американских индейцев были монголоидные племена, проникшие по Берингийскому мосту на Аляску около 10 тыс. лет назад и затем колонизовавшие Северную и Южную Америку. Частоты

аллелей I^A и I^B, определяющих группы крови, у коренного населения Северо-Восточной Азии колеблются в пределах от 5 до 30%. У большинства популяций американских индейцев оба аллеля либо отсутствуют, либо крайне редки. Они, вероятно, были утрачены в процессе переселения очень малочисленных групп на Американский континент. Однако встречаются и исключения. Индейцы из племен блад и черноногих, обитающих на юге Канады и севере США, характеризуются высокой частотой аллелей I^A (80%), чего нет ни в одной популяции человека. Нельзя утверждать, что единственной причиной, определившей частоты аллелей I^A и I^B, является дрейф генов. Естественный отбор всегда, и в данном случае тоже, вносит коррективы.

Другим примером может служить секта баптистов, состоящая всего из 27 семей, переселившихся из Германии в США около 250 лет назад. С тех пор они жили маленьким замкнутым сообществом, избегая браков с представителями окружающего населения. Эффект дрейфа генов у них прослеживается по многим полиморфным локусам. В некоторых из них наблюдается утрата или существенное повышение частоты аллелей, типичных для предковых популяций. Сравнение частот аллелей по группе крови *MN* выявило возрастание частоты аллеля L^M и снижение L^N у членов секты по сравнению с окружающим белым населением и по сравнению с немецкими популяциями, откуда они в свое время переселились. Эти данные указывают на дрейф генов как возможную причину изменений.

Анализ частот аллелей в разных возрастных группах подтвердил полученные выводы:



Эрнст Майр (р. 1904) — американский биолог, автор ряда фундаментальных работ, в частности «Популяции, виды и эволюция». Один из виднейших современных эволюционистов-дарвинистов

Возраст группы	Частоты аллелей	
	L^M	L^N
> 55 лет	0,55	0,45
28—55 лет	0,66	0,34
3—27 лет	0,73	0,27

К каким последствиям для популяции приводит дрейф генов? Они могут быть различными. Во-первых, может возрастать генетическая однородность популяции, т. е. возрастать ее гомозиготность. Кроме того, популяции, имеющие вначале сходный генетический состав и обитающие в сходных условиях, могут в результате дрейфа различных генов утратить первоначальное сходство. Во-вторых, вследствие дрейфа генов, вопреки естественному отбору, в популяциях

могут удерживаться аллели, снижающие жизнеспособность особей. И наконец, в-третьих, благодаря популяционным волнам может происходить быстрое и резкое возрастание частоты редких аллелей.

Таким образом, можно сказать, что дрейф генов в популяциях возникает в результате различных случайных процессов и вносит вклад в эволюционные преобразования генотипической структуры популяций.

?

1. Почему явление дрейфа генов особо важную роль играет в формировании генофондов малочисленных групп организмов, изолированных от остальной части вида?

2. Почему дрейф генов может вызвать потерю одних аллелей и закрепление других в популяции?

3. Каким образом популяционные волны могут отразиться на изменении соотношения аллелей в популяции?

4. Почему популяционные волны являются одной из причин дрейфа генов?

§ 59. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции

Борьба за существование — Виды борьбы за существование — Определение и общая характеристика естественного отбора — Непостоянство вектора естественного отбора — Естественный отбор в лабораторном опыте

Великая заслуга Ч. Дарвина перед наукой состоит в открытии принципа естественного отбора как важнейшего фактора эволюционного процесса. Ч. Дарвин впервые пришел к мысли о том, что *движущая сила всего эволюционного процесса есть результат взаимодействия организмов между собой и с внешней средой.*

Борьба за существование. По признанию Ч. Дарвина, импульсом к пониманию важнейшей причины эволюции послужило знакомство с книгой Г. Мальтуса, прочтя которую он понял принципиальное несоответствие между огромной способностью любого вида к размножению и ограниченностью ресурсов. В качестве иллюстрации своей идеи Ч. Дарвин рассматривал пример с размножением слона — одного из наиболее медленно размножающихся животных. Даже в этом случае от одной пары слонов при обычном темпе размножения через 740—750 лет должно появиться около 19 млн. животных.

В подавляющем большинстве случаев темп размножения организмов много выше. Например, потомство, которое потенциально способна произвести за лето одна дафния (пресноводный рачок), достигает астрономической величины, более 10^{30} особей, что превосходит массу Земли.

В некоторых случаях на непродолжительных временных интервалах действительно удается наблюдать исключительно быстрый рост популяций животных, растений и микроорганизмов. Ч. Дарвин писал: «Удалите то или иное препятствие, сократите хотя бы незначительно истребление, и численность вида почти моментально возрастет до любых размеров». Например, численность овец в Южной Австралии за короткий период в XIX в. резко возросла, но, достигнув величины 6—7 млн. голов, стабилизировалась (рис. 150). Чаще, однако, после резкого подъема численности наступает спад. Именно такой случай имел место на острове Прибылова около Аляски, куда было завезено

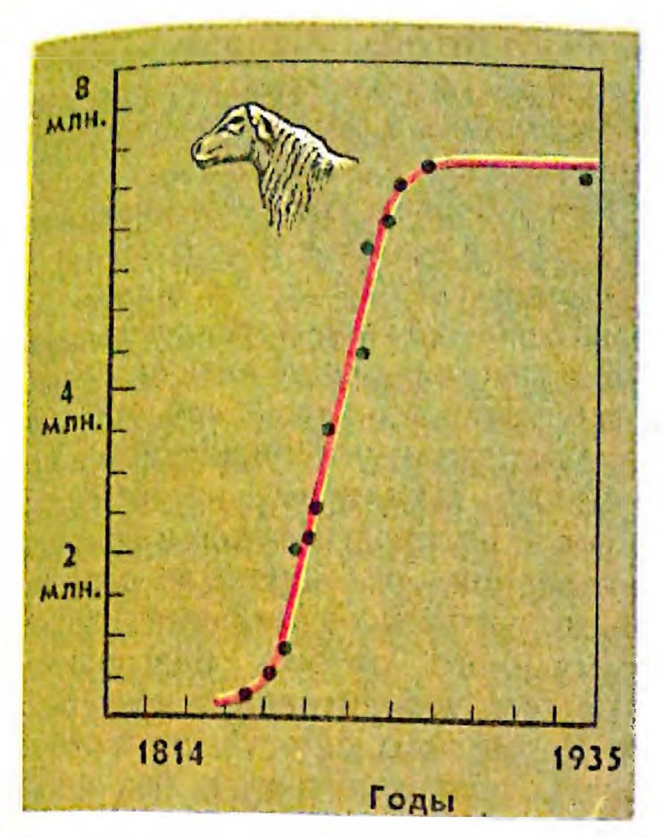


Рис. 150. Рост численности овец в Южной Австралии

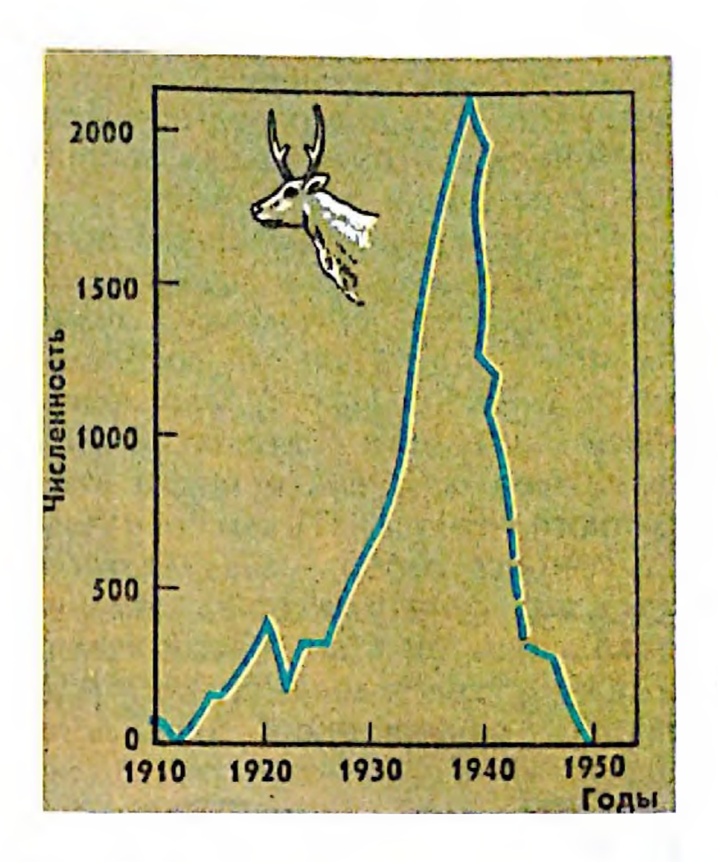


Рис. 151. Рост численности северного оленя на острове Прибылова

23 северных оленя. Спустя четверть века их численность достигла более 2000 голов, к началу 50-х годов популяция почти полностью вымерла в связи с подрывом кормовой базы (рис. 151).

Таким образом, неограниченного роста численности организмов в природе никогда не наблюдается. В чем причина такого явления? Большая часть особей гибнет на разных этапах развития и не оставляет после себя потомков. Существует множество обстоятельств, ограничивающих рост численности: это и природно-климатические факторы, и борьба с особями других видов и своего вида.

Известно, что гибель тем интенсивнее, чем выше размножаемость особей данного вида. Белуга, например, выметывает во время нереста около миллиона икринок, и только незначительная часть из них проходит полный цикл развития и достигает зрелого возраста. Многие растения также производят громадное количество семян, но в естественных условиях лишь ничтожно малая часть из них дает начало новым растениям. По Дарвину, *несоответствие между возможностью видов к беспредельному размножению и ограниченностью ресурсов — главная причина борьбы за существование.* Гибель потомков происходит по разным причинам. Иногда она может носить случайный характер, когда организмы гибнут вне всякой зависимости от биологических свойств (лесной пожар, наводнение, вмешательство человека в природу). Однако, как правило, гибель избирательна. Решающее значение для эволюционных преобразований имеет интенсивность размножения и избирательная гибель особей, плохо приспособленных к меняющимся условиям среды. Не следует думать, что организм с неблагоприятным признаком непременно должен остаться без

потомства или погибнуть. Просто существует большая вероятность того, что именно этот организм оставит меньше потомков либо погибнет.

Следовательно, *с большей вероятностью выживают и эффективнее размножаются организмы, обладающие набором свойств, сообщающих им наибольшую приспособленность к условиям обитания.* В этом и заключен основной принцип естественного отбора. Таким образом, *естественный отбор — результат борьбы за существование.* Именно в таком простом и на первый взгляд очевидном утверждении состоит гениальность дарвиновской идеи естественного отбора, т. е. размножения более приспособленных организмов, побеждающих в борьбе за существование.





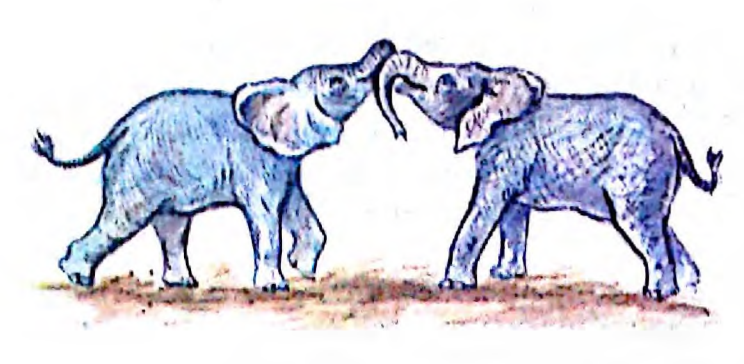


Рис. 152. Турнирные бои в период размножения (характерны для многих млекопитающих)

Виды борьбы за существование. Внутривидовая борьба. Ч. Дарвин указывал, что борьба за жизнь особенно упорна между организмами в пределах одного вида, и обосновывал свое утверждение тем, что они обладают сходными признаками и испытывают одинаковые потребности. Широкое распространение в природе конкуренции организмов за ограниченные ресурсы — типичный способ естественного отбора, благоприятствующего победителям в конкуренции. Кроме того, естественный отбор может осуществляться и без непосредственной конкуренции, например вследствие действия неблагоприятных факторов среды. Способность переносить низкие и высокие температуры, воздействие других параметров среды также приводит к переживанию более приспособленных или к их более успешному размножению. Иногда косвенные формы борьбы за существование дополняются прямой борьбой. Примером могут служить турнирные бои самцов за право обладать гаремом (рис. 152).

Взаимоотношения особей в пределах вида не ограничиваются борьбой и конкуренцией, существует также и взаимопомощь (см. § 95).

Межвидовая борьба. Под межвидовой борьбой следует понимать конкуренцию особей разных видов. Особой остроты межвидовая борьба достигает в тех случаях, когда противоборствуют виды, обитающие в сходных экологических условиях и использующие одинаковые источники питания. В результате межвидовой конкуренции происходит либо вытеснение одного из противоборствующих видов, либо приспособление видов

к разным условиям в пределах единого ареала, либо, наконец, их территориальное разобщение.

Иллюстрацией последствия борьбы за существование близких видов могут служить два вида скальных поползней. В тех местах, где ареалы этих видов перекрываются, т. е. на одной территории живут птицы обоих видов, длина клюва и способ добывания пищи у них существенно отличаются. В неперекрывающихся областях обитания поползней отличий в длине клюва и способе добывания пищи не обнаруживается (рис. 153).

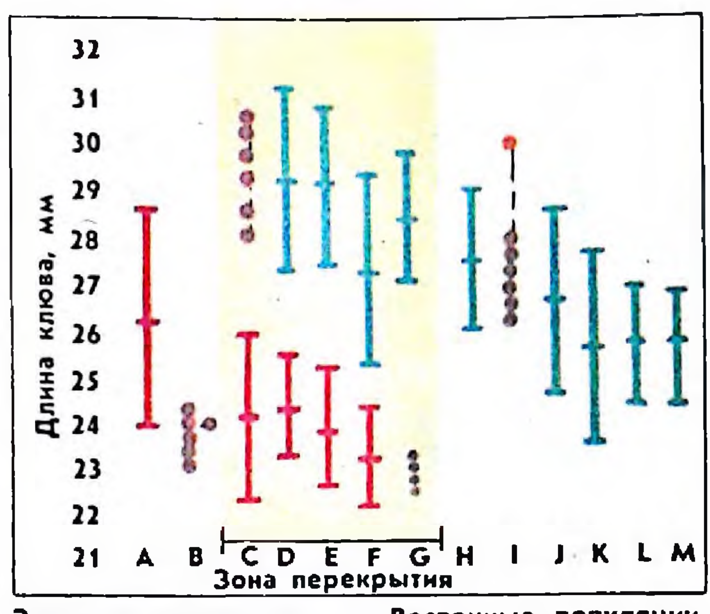


Рис. 153. Географическая изменчивость длины клюва у двух видов скального поползня. Пример дивергенции признака в зоне перекрывания ареалов

Межвидовая борьба, таким образом, ведет к экологическому и географическому разобщению видов. При попытках интродукции видов в новые зоны обитания большинство не выдерживает влияния других видов и факторов внешней среды, лишь некоторые способны закрепиться и выдержать конкуренцию. В отдельных случаях распространение видов интродуцентов, как уже отмечалось, происходит очень активно. Акклиматизация американской норки привела повсеместно к полному или почти полному вытеснению более мелкой европейской норки.

Сложные взаимоотношения хищника и жертвы, хозяина и паразита — тоже примеры межвидовой борьбы, о которых подробно говорится в § 94.

Определение и общая характеристика естественного отбора. *Естественный отбор — результат борьбы за существование; он основывается на преимущественном выживании и оставлении потомства с наиболее приспособленными особями каждого вида и гибели менее приспособленных организмов.*

В ходе естественного отбора основное значение имеет фенотип организма: окраска, способность быстро перемещаться, устойчивость к действию высоких или низких температур и многое другое. Поэтому верно утверждение, что естественный отбор оценивает прежде всего фенотип особи. Поскольку за одинаковыми фенотипами могут скрываться различные генотипы (например, *АА* и *Аа* при полном доминировании), то сходные фенотипы, наиболее приспособленные к конкретной ситуации, могут формироваться на различной генетической основе.

Широкое распространение инсектицидов привело к возникновению у многих видов насекомых устойчивости к ним. Однако генетические механизмы устойчивости оказались неодинаковыми в различных популяциях. В одних случаях устойчивость определялась доминантным геном, в других — рецессивным, отмечено не только аутосомное наследование, но и наследование, сцепленное с полом. Обнаружены, кроме того, случаи полигенного и цитоплазматического наследования. Соответственно и физиологические механизмы устойчи-

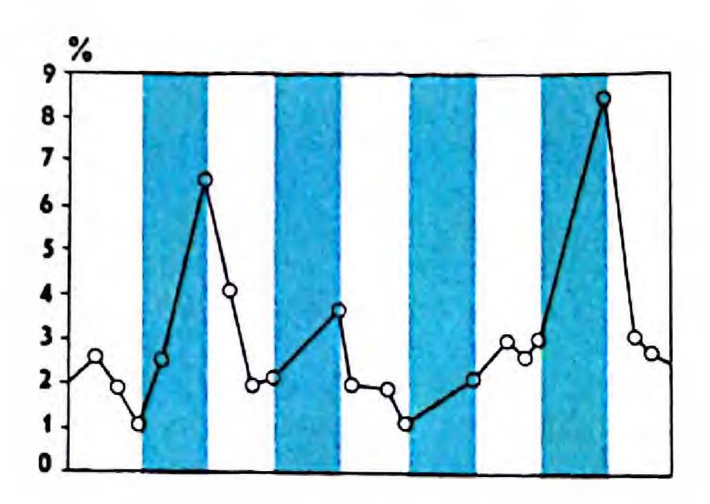


Рис. 154. Частота появления черных хомяков в природной популяции Черниговской области, зимой (цветная полоса) и летом (светлая полоса)

вости к инсектицидам оказались различными. Среди них накопление яда кутикулой; повышенное содержание липидов, способствующих растворению инсектицида; повышение устойчивости нервной системы к действию ядов; снижение двигательной активности и др.

Таким образом, существует много генетических и физиологических путей, которыми достигается одинаковый фенотипический результат, даже в популяциях, принадлежащих одному виду. Когда говорят, что естественный отбор благоприятствует одной из двух форм, это вовсе не означает, что индивидуумы, относящиеся к предпочитаемой форме, обладают преимуществами по всем признакам. Это означает только, что совокупность свойств, которыми они характеризуются, повышают вероятность их переживания и оставления полноценного потомства, что и позволяет вносить больший вклад в следующее поколение.

Итак, *естественный отбор — единственный фактор эволюции, осуществляющий направленное изменение фенотипического облика популяций и ее генотипического состава вследствие размножения организмов с разными генотипами.*

Непостоянство вектора естественного отбора. Направление, в котором действует естественный отбор, и его интенсивность в природных популяциях не являются строго фиксированным, неизменным показателем. Они существенно изменяются как во времени, так и в пространстве. У обыкновенного хомяка обнаруживаются две основные формы окраски — бурая и черная. Их распространение от Украины до Урала показывает, что существует как большое разнообразие в сезонной изменчивости черных и бурых форм, так и значительные различия в их концентрации на видовом ареале (рис. 154). Этот пример указывает на разнообразие условий природной среды и заставляет с осторожностью относиться к оценкам направления и интенсивности действия естественного отбора на больших территориях в течение длительного времени.

Демонстрация естественного отбора в лабораторном опыте. Существование естественного отбора в природных условиях не вызывает сомнений, однако точная оценка вклада естественного отбора и выявление его эффекта из совокупности других факторов эволюционного процесса гораздо легче оценить в лабораторных условиях. Описанный ниже эксперимент выполнен на замкнутой популяции дрозофилы, содержащейся в ящике специальной конструкции.

В ящик запустили 2 тыс. мух, из которых 15% имели нормальные хромосомы и 85% были гомозиготны по инверсии. Инверсия была выбрана в качестве удобного для изучения признака, поскольку все генотипы легко идентифицируются и обратные мутации от инверсии к норме практически исключены. В ящик постоянно

добавляли питательную среду. Вскоре популяция стабилизировалась на численности 5000—6000 особей, вследствие ограниченности пищи и пространства.

Через каждые 30 дней из популяции брали пробы яиц. У развившихся личинок анализировали политенные хромосомы и определяли частоту гомо- и гетерозигот по инверсии. За 20 поколений (610 дней) частота хромосомы с инверсией упала с 0,85 до 0,0075. В чем причина таких изменений? Дрейф генов в популяции такого размера за короткое время не мог оказать существенного влияния. Мутационный процесс и миграция полностью были исключены. Скрещивание, как показали специальные предварительные опыты, носило случайный характер. В отсутствие естественного отбора можно было ожидать, что популяция будет пребывать в равновесном состоянии, в соответствии с законом Харди — Вайнберга. Следовательно, мы приходим к выводу, что направленное и интенсивное уменьшение исходной частоты хромосомы с инверсией в популяции — результат пониженной приспособленности ее носителей, т. е. следствие естественного отбора мух с нормальной структурой хромосомы.

?

1. В чем Дарвин видел причины борьбы за существование?

2. Какие формы борьбы за существование можно выделить?

3. Приведите собственные примеры различных форм борьбы за существование.

4. Почему естественный отбор называют движущим фактором эволюции?

5. Какие примеры могут демонстрировать действие естественного отбора?

§ 60. Формы естественного отбора

Движущая форма отбора — Стабилизирующая форма отбора — Частотно-зависимый отбор — Дизруптивная форма отбора

В природе естественный отбор, без сомнения, выступает как единый фактор. Однако в зависимости от изменений условий среды и взаимодействия популяций и видов не только его направление, но и формы могут меняться. Механизм действия естественного отбора при этом остается неизменным — выживание и более эффективное размножение индивидуумов, наиболее приспособленных к конкретным условиям существования. Выделяют несколько форм отбора: движущий, стабилизирующий и дизруптивный (рис. 155).

Движущая форма отбора. Популяции, находящиеся достаточно долго в стабильных, мало меняющихся условиях, достигают высокой степени приспособленности и могут длительное время пребывать в равновесном

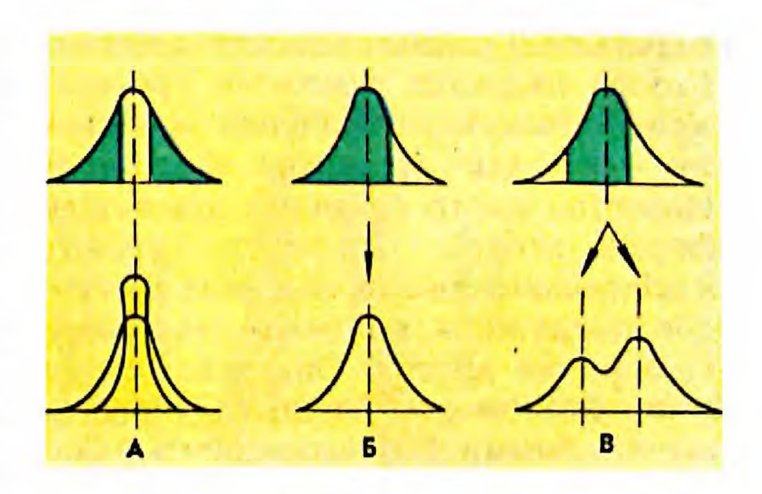


Рис. 155. Три основных типа отбора и вызываемые ими изменения в генетической изменчивости

АБВ — соответственно стабилизирующий, движущий и дизруптивный отборы

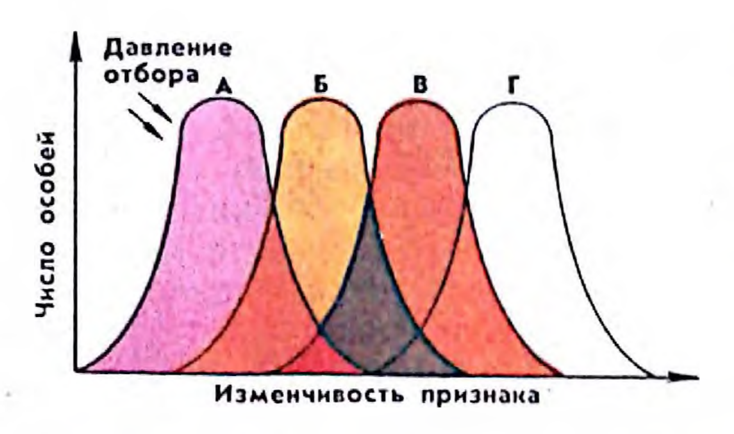


Рис. 156. Движущая форма естественного отбора

состоянии, не испытывая значительных изменений генотипического состава. Однако изменение внешних условий может быстро привести к значительным сдвигам в генотипической структуре популяций. Огромный запас генотипического разнообразия дает очень широкие возможности для изменения большинства морфологических, физиологических, биохимических и поведенческих признаков.

Для количественных признаков, которые характеризуются неким распределением, в результате действия движущей формы отбора в последующих поколениях наблюдается сдвиг кривой распределения в направлении отбора (рис. 156). Удобной мерой для определения интенсивности действия отбора является изменение среднего арифметического значения признака за одно или несколько поколений. Известно много примеров движущей формы отбора. Например, суровые и длительные зимы в середине 40-х годов послужили причиной массового вымирания кротов. Они гибли главным образом от голода, оказавшись неспособными в сложившихся условиях добывать пищу (личинок, насекомых, дождевых червей). Поскольку в этих условиях решающим фактором была пониженная потребность в пище, а не лучшая способность сохранять тепло, отбор в большей степени благоприятствовал уменьшению размеров тела. Понятно, что кроты, пережившие суровые зимы, были мельче, так же как и их потомство. Измерение черепов изученных животных показывает значительное уменьшение их размеров.

Для характеристики популяции по качественным признакам используется частота особей с тем или иным свойством: например, частоты черных и белых бабочек, комолых и рогатых коров, растений с окрашенными или белыми цветками и т. д. Одним из классических и наиболее ярких примеров, доказывающих существование движущей формы естественного отбора в природе, является так называемый индустриальный меланизм у березовой пяденицы. Окраска крыльев этой сумеречной бабочки имитирует окраску коры берез, на которых насекомые проводят светлое время суток. Развитие промышленности в XVIII и XIX вв. привело к сильному загрязнению лесов, особенно в промышленных районах, к гибели лишайников на коре берез — основного местообитания этих бабочек, а следовательно, и к потемнению стволов. В результате белые бабочки стали более заметны на темном фоне, и их истребление птицами резко возросло; напротив, истребление черных бабочек существенно сократилось (рис. 157). В задымленном лесу в окрестностях Бирмингема было выпущено по 50 черных и белых пядениц, через сутки птицы уничтожили 43 белых и 15 черных. Следует отметить, что бабочки стремятся выбирать фон, соответствующий в большей степени их окраске. Развитие индустрии привело к тому, что ранее крайне редкие черные бабочки во многих районах стали наиболее типичными, а белые бабочки, напротив, стали весьма редкими. Соответственно этому в по-

пуляции изменились частоты аллелей, определяющих окраску.

Примеров, доказывающих существование движущей формы отбора, множество. Суть их одна: естественный отбор до тех пор смещает среднее значение признака или меняет частоту встречаемости, пока популяция приспосабливается к новым условиям. Движущая форма естественного отбора приводит к закреплению новой нормы реакции организма (см. § 40), которая соответствует изменившимся условиям окружающей среды. Отбор всегда идет по фенотипам, но вместе с фенотипом отбираются и генотипы, их обусловливающие. Необходимо подчеркнуть, что любая адаптация (приспособление) никогда не бывает абсолютной. Приспособление всегда относительно в связи с постоянной изменчивостью организмов и условий среды. Отбор в пользу особей с уклоняющимся от ранее установившегося в популяции значением признака называют *движущей формой отбора.*

Стабилизирующая форма отбора. Приспособленность к определенным условиям среды не означает прекращения действия отбора в популяции. Поскольку в любой популяции всегда осуществляется мутационная и комбинативная изменчивость, то постоянно возникают особи с существенно отклоняющимися от среднего значения признаками. Существует форма отбора, которая постоянно исключает уклоняющихся от нормы особей. Такой отбор называется *стабилизирующим.* Стабилизирующая форма отбора, как это видно на рисунке 158, направлена на сохранение установившегося в популяции среднего значения признака.

Наблюдаемое в любой популяции животных или растений большое сходство всех особей — результат действия стабилизирующей формы естественного отбора.

Известно много примеров стабилизирующего отбора. Во время бури в США преимущественно погибли воробьи с длинными и короткими крыльями, тогда как птицы со средним размером крыльев выжили. Наибольшая гибель детенышей млекопитающих наблюдается в семьях, размер которых больше среднего значения, поскольку это отражается на условиях кормления, развития и на



Рис. 157. Индустриальный меланизм у бабочек.

На светлом фоне берез в чистом лесу белая бабочка защищена от птиц. Загрязнение стволов берез и гибель лишайников делают защищенной черную форму бабочек

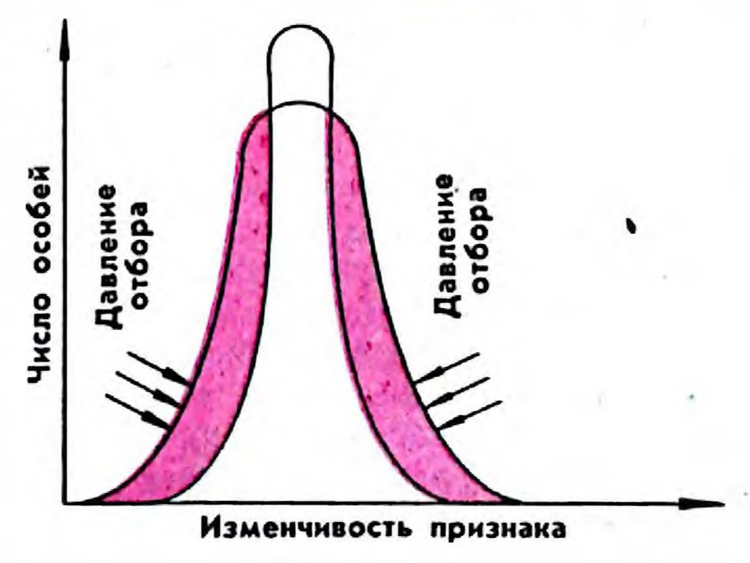


Рис. 158. Стабилизирующая форма естественного отбора



Иван Иванович Шмальгаузен (1884—1963) — отечественный зоолог и морфолог. Изучал закономерности эмбрионального развития животных, факторы индивидуального развития и их роль в эволюции. Создал теорию стабилизирующего отбора

способности защищаться от врагов. Семьи, где детенышей сравнительно немного, делают меньший вклад в последующие поколения. Стабилизирующая форма естественного отбора была открыта выдающимся ученым И. И. Шмальгаузеном.

Стабилизирующий отбор не влияет на среднюю величину значения признака, однако размах фенотипической изменчивости снижается. Он благоприятствует *сохранению особей с признаками, близкими к среднему значению*. При небольших колебаниях условий окружающей среды браковка организмов, отклоняющихся от средних значений, равна их постоянному поступлению в популяцию в результате размножения. Вот почему генотипическая структура популяции и ее фенотипический облик долгое время могут оставаться неизменными.

Механизмы действия стабилизирующего отбора сложны. Во многих случаях осуществляется отбор организмов с наибольшей выраженностью гомеостаза индивидуального развития, что в значительной степени препятствует проявлению в фенотипе мутаций и неблагоприятных сочетаний аллелей, так же как и вредным воздействиям среды. В результате стабилизирующего отбора отбираются организмы с такими генотипами, которые обеспечивают устойчивое развитие признаков, имеющих среднее значение для данной популяции.

Одним из простых, но очень известных примеров формирования в популяциях устойчивого полиморфизма может послужить отбор в пользу гетерозигот по гену серповидноклеточной анемии. Анемия возникает в результате выработки у людей, гомозиготных по мутантному аллелю (Hb^S), аномального гемоглобина. Такие индивидуумы гибнут, как правило, в детстве. Несмотря на очевидную вредность аллеля Hb^S, он широко распространен во многих районах Экваториальной Африки. На юге Аравийского полуострова в Индии, т. е. в районах распространения малярии, вызываемой малярийным плазмодием, встречаются похожие, но другие аллели. У всех у них в генопродукте глобине в шестом положении заряженный аминокислотный остаток глутаминовой кислоты заменяется нейтральным (см. рис. 7). Лица, гомозиготные по нормальному аллелю, как выяснилось, имеют высокий шанс заразиться и погибнуть от малярии. Гетерозиготы Hb^SHb^A устойчивы к малярийному плазмодию и, следовательно, максимально адаптированы в малярийных районах. Из 12 387 обследованных в Нигерии взрослых людей 29 обладали генотипом Hb^SHb^S, 2993 — геноти-

пом Hb^AHB^S и 9365 — генотипом Hb^AHb^A. В малярийных районах Африки возникает состояние стабильного, или сбалансированного, полиморфизма, возникающего за счет преимущества гетерозигот. В районах, где нет малярии, аллель Hb^S — редкость, а там где ее искоренили, частота аллеля Hb^S резко снижается.

Частотно-зависимый отбор. К стабильному генетическому полиморфизму может приводить не только преимущество гетерозигот, но и другие факторы. Один из них — *частотно-зависимый отбор*, при котором приспособленность организмов зависит от их частоты в популяции. Например, было установлено, что в популяции дрозофилы мутантные самцы (имеющие белую окраску глаз либо другой фенотип, отличающийся от дикого типа) имеют преимущество перед самцами дикого типа при спаривании с самками. Принципиально важно, что это преимущество проявляется только в том случае, если мутантные самцы редки, т. е. встречаются с частотой не более нескольких процентов. По мере возрастания частоты мутантных самцов в популяции их преимущество утрачивается. В связи с этим частота мутантных самцов колеблется в определенном интервале частот. Таким образом, частотно-зависимый отбор в пользу редких генотипов представляет собой один из механизмов поддержания генетического полиморфизма в популяциях, поскольку приспособленность генотипа повышается по мере того, как он становится все более редким.

Дизруптивная форма отбора. Некоторые виды полиморфизма в природе обусловлены *дизруптивным* (англ. disrupt — разрывающий) *отбором*. Дизруптивный отбор иллюстрирует пример с появлением двух

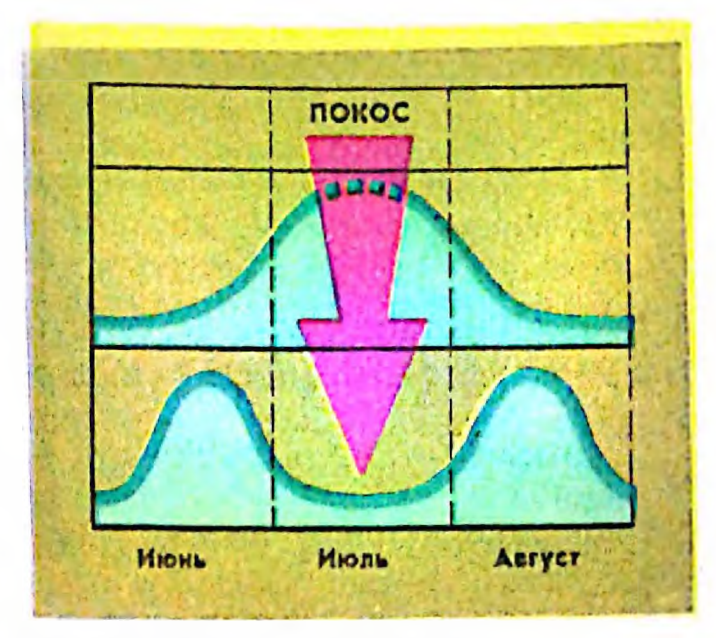


Рис. 159. Дизруптивный отбор.

Возникновение сезонных рас у погремка лугового: отбор (покос) уничтожает промежуточные формы, создав изоляцию между ранне- и поздноцветущими расами.

рас погремка — раннецветущей и поздноцветущей. Их возникновение — результат покосов, осуществляемых в середине лета, вследствие чего единая популяция разделяется на две неперекрывающиеся популяции (рис. 159). Гибриды, возникающие между разными формами, не обладают достаточным сходством с несъедобными видами и активно потребляются птицами. *Отбор, благоприятствующий более чем одному фенотипическому оптимуму и действующий против промежуточных форм, называется дизруптивным или разрывающим.* Дизруптивный отбор может приводить как к возникновению внутривидового полиморфизма, так и к изоляции популяций, отличающихся по своим свойствам, что может быть причиной дивергенции.

? 1. Назовите основные формы естественного отбора. Приведите примеры.

2. От чего зависит интенсивность действия отбора?

3. Как вы понимаете вывод о том, что отбор действует не на отдельные гены, а на генотип в целом?

4. Каков механизм движущей формы отбора?

5. К какому состоянию приводит популяцию длительно действующий стабилизирующий отбор?

6. Как связано с полиморфизмом популяции действие дизруптивного отбора?

§ 61. Адаптация как результат взаимодействия факторов эволюции

Покровительственная окраска — Маскировка — Мимикрия — Предупреждающая (угрожающая) окраска

Перед эволюционной теорией возникают две проблемы, имеющие принципиальное значение. Первая из них связана с постоянным возникновением, развитием и поддержанием у всех живых организмов *адаптаций — приспособлений к среде обитания*. Вторая проблема состоит в необходимости ответа на вопрос, почему в ходе эволюции возникает огромное разнообразие видов, а значит, и специфических стратегий адаптации. Рассмотрим первую проблему, вторую обсудим в следующей главе. Великая заслуга Ч. Дарвина состоит в том, что он смог дать правильные ответы, позволяющие разрешить обе проблемы.

Осмысление огромного количества фактов и идей, накопившихся в биологических науках к середине XX в., позволило эволюционистам дополнить и углубить теорию Ч. Дарвина. Характерные черты нового подхода: *отрицание наследования приобретенных признаков; доказательства постепенности эволюционного процесса; осознание того, что эволюция протекает на популяционном уровне; подтверждение фундаментальной роли естественного отбора; выявление механизмов наследственной изменчивости и оценка ее вклада в эволюционный процесс; установление закономерностей эволюционного преобразования онтогенеза*.

В ходе эволюционного процесса условно можно выделить два этапа. Первый — создание генетической изменчивости в результате мутаций, их комбинирования. Второй этап — упорядочивание изменчивости, носящей случайный характер, т. е. естественный отбор. Именно естественный отбор определяет формирование адаптаций и направление эволюционного процесса в целом. Возникновение адаптации и эволюцию нельзя рассматривать ни как совершенно случайное, ни как строго направленное, т. е. детерминированное, явление. Правильнее рассматривать эволюцию как результат сложного процесса, включающего элементы случайности и детерминированности.

Приспособленность к условиям среды повышает шансы организмов на выживание и оставление большего числа потомков. Например, совершенны приспособления стрижа к полету, а дятла — к жизни в лесу. Характер приспособлений к жизни в своеобразной среде различен. Стриж на лету ловит мелких насекомых — у него широкий рот и короткий клюв. Дятел добывает из-под коры личинок насекомых — у него крепкий длинный клюв и длинный язык. Форм приспособленности организмов к окружающей среде множество.

Покровительственная окраска. Покровительственная окраска развита у видов, которые живут открыто и могут оказаться доступными для врагов. Такая окраска делает организмы менее заметными на фоне окружающей местности. Ночные бабочки днем могут погибнуть от насекомоядных птиц, но поскольку окраска их крыльев сливается с тоном той поверхности, на которой они проводят день, многие насекомые остаются незамеченными и успешно переживают неблагоприятное для них время. У гнездящихся на земле птиц (глухарь, тетерев, рябчик и др.) самка, сидящая на гнезде, почти не отличима от окружающего фона. На Крайнем Севере многие животные окрашены в белый цвет (белый медведь, белая куропатка и др., рис. 160).

У некоторых животных мы встречаем яркий узор (окраска пятнистого оленя, тигра, детенышей кабана, змей и др.) — чередование светлых и темных полос и пятен. Эта расчленяющая окраска имитирует чередование пятен света и тени.

Маскировка. Маскировка — приспособление, при котором форма тела и окраска животных сливаются с окружающими предметами. Например, гусеницы некоторых бабочек по форме тела и окраске напоминают сучки (рис. 161). Поверхность крыльев бабочки серый монах по структуре и цвету напоминает поверхность ствола сухого дерева. Насекомых, живущих на коре дерева (жуки-усачи и др.), можно принять за лишайники.

Мимикрия. Мимикрия — сходство в форме тела, окраске незащищенных животных с защищенными (рис. 162). Некоторые виды неядовитых змей и насекомых похожи на ядовитых. По форме и окраске тела́ некоторых цикад, сверчков, личинок отдельных видов кузнечиков напоминают муравьев и т. д.

Мимикрия — результат естественного отбора мутаций, имеющих сходное фенотипическое проявление





Рис. 160. Покровительственная окраска у куропатки

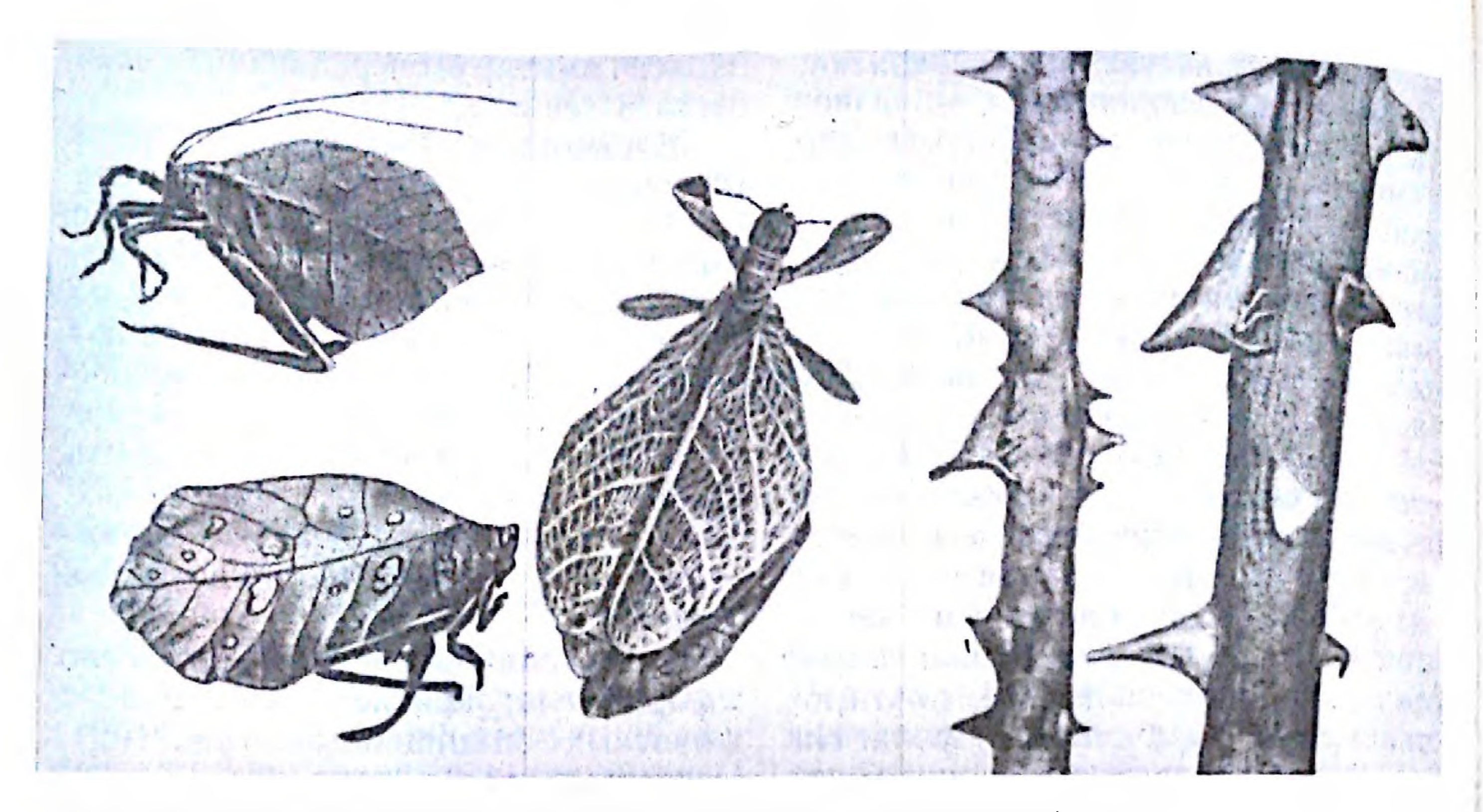


Рис. 161. Маскировка насекомых (сходство с листьями и шипами)

у различных видов, она помогает незащищенным животным выжить.

Предупреждающая (угрожающая) окраска. Виды нередко обладают яркой, запоминающейся окраской. Раз попытавшись отведать несъедобную божью коровку, жалящую осу, птица на всю жизнь запомнит их яркую окраску.



Рис. 162. Мимикрия мухи-журчалки.

Слева — муха, *справа* — пчела

Некоторые животные демонстрируют угрожающую окраску лишь при нападении на них хищников. Окраска спины обыкновенного хомяка похожа на цвет выгоревшей травы. Это покровительственная окраска. При нападении лисы или собаки хомяк переворачивается вверх брюхом и защищается укусами сильных резцов. Хищник, нападающий на этого грызуна, надолго запомнит не только крепкие зубы и пронзительное верещание зверька, но и яркую окраску его брюшка. У некоторых видов бабочек на крыльях имеются яркие пятна, которые могут отпугивать хищников (рис. 163).

Приспособления к экстремальным условиям существования. Растения, живущие в полупустынных и пустынных районах, имеют многочисленные и разнообразные адаптации. Это и уходящий на десятки метров в глубь земли корень, извлекающий воду, и резкое уменьшение испарения воды благодаря особому строению кутикулы на листьях, и пол-

ная утрата листьев. У кактусов это преобразование особенно удивительно: преобразование стебля не только в орган, выполняющий опорную и проводящую функции, но и в структуру, запасающую воду и обеспечивающую фотосинтез. Крупные экземпляры кактусов накапливают до 2000 л воды. Расходуется она медленно, так как клеточный сок содержит наряду с органическими кислотами и сахарами также слизистые вещества, обладающие водоудерживающими свойствами. Стебли опунции даже после трехмесячной засухи содержали почти 81% воды. Испарение воды значительно уменьшено благодаря ребристой структуре стеблей у кактусов, равномерно распределяющей свет и тень. Этому же способствует утолщение стенок эпидермиса, обычно покрытых слоем воска, наличие многочисленных колючек и волосков и многое другое.

Чем более жесткие и более определенные требования предъявляет среда, тем более сходные адаптации развиваются у организмов, зачастую очень далеких друг от друга. Генотипы организмов, имеющих много общего в строении, при этом сильно отличаются. Например, передвижение в водной среде вызывает сходство в строении тела у пингвинов и тюленей, которые относятся к разным классам позвоночных (рис. 164).

Глаза у головоногого молюска (каракатицы) и млекопитающего очень похожи, хотя эти совершеннейшие органы возникли абсолютно независимо в ходе эволюции. Такое явление называется *конвергенцией*.

Относительный характер адаптаций. Наличие разнообразных адаптаций к условиям жизни, зачастую экстремальным,— основа, позволяющая видам занять самые трудно доступные и неожиданные мес-



Рис. 163. Бабочка калиго кроме покровительственной окраски имеет дополнительную защиту (предостерегающие узоры) — глазчатые пятна (у некоторых видов имеются пятна, имитирующие глаза)



Рис. 164. Сходство в строении тела и структуре передвижения у пингвинов и тюленей

та обитания. Жизнь распространена повсеместно: от высоких широт Арктики, где обитают белые медведи до охладительных контуров ядерных реакторов, где обитают некоторые виды микроорганизмов; от горных вершин, где встречаются лишайники, и до глубин океана, где обитают рыбы и другие животные. Каждый организм имеет множество различных адаптаций, но тем не менее представляет собой единое целое. Следовательно, у представителей любого вида осуществляется координация и взаимодействие адаптаций так, чтобы приспособленность организмов была максимальной.

Следует помнить, однако, что все приспособления, сколь бы совершенны они ни были, носят *относительный характер*. Дело в том, что естественный отбор есть результат переживания и более эффективного размножения в данном месте и в данное время. Значит, естественный отбор конкретен, т. е. обеспечивает развитие приспособлений к существующим, а не ко всем возможным условиям среды. Понятно, что развитие способности к полету не очень хорошо совмещается с возможностью быстро бегать. Поэтому птицы, обладающие наилучшими способностями к полету, плохие бегуны. Напротив, страусы, которые не способны летать, прекрасно бегают. Приспособление к определенным условиям может быть бесполезно или даже вредно при появлении новых условий. Однако условия обитания меняются постоянно и иногда очень резко. В этих случаях накопленные ранее адаптации могут затруднить формирование новых, что может вести к вымиранию больших групп организмов, как это случилось более 60—70 млн. лет назад с некогда очень многочисленными и разнообразными динозаврами.

Восторгаясь адаптацией видов к условиям существования, мы часто приходим к неверному заключению о том, что каждая черта строения и функционирования организма имеет существенное адаптивное значение. В действительности дело обстоит не так. Одна из причин этого состоит в целостности организма и плейотропном действии генов. Пусть в данных условиях преимущество получают организмы с ферментной системой, обеспечивающей детоксикацию ядовитых веществ в среде путем их превращения в нерастворимый пигмент. Приспособленность организмов к условиям среды возрастет, однако изменение окраски может не иметь к этому никакого отношения. Хотя в других условиях, как мы видели в примере с индустриальным мела-

низмом, окраска бабочек имеет принципиальное значение для выживания вида.

Рассмотрим другой пример: у носорогов Юго-Восточной Азии один рог, а у их африканских родственников два. Нет оснований думать, что это морфологическое различие у носорогов имеет принципиальное значение для адаптации одних в Азии, а других в Африке. Наиболее вероятно, что это «побочный» результат естественного отбора двух исходно различающихся генетических систем. Возникает вопрос: означает ли это, что в последующей эволюции виду легко «расстаться» с признаком, не имеющим прямого адаптивного значения? Как ни странно, сделать это, по-видимому, сложно. Можно прибегнуть к аналогии. Большое ли значение имеет для здания цвет одного кирпича в основании? По-видимому, нет, однако извлечь такой кирпич не просто. Обратимся к эксперименту с дрозофилой — в ряду поколений был проведен отбор на изменение числа щетинок на брюшной поверхности четвертого и пятого сегментов. В исходной линии число щетинок составляло в среднем 36. Попытки отобрать мух с меньшим числом щетинок были малоуспешными — такие особи гибли либо оказывались стерильными (рис. 165). Отбор на увеличение числа щетинок оказался более успешным — за 20 поколений удалось увеличить число щетинок до 56, однако в результате такого отбора стала сильно проявляться стерильность и после прекращения отбора число щетинок за 1—2 поколения стало почти равным исходному — 39. Один из важных выводов, который следует сделать, состоит в том, что существует немало признаков, не имеющих большого адаптивного значения, их появление в значительной мере случайно, однако они тесно увязаны в единую систему фенотипа организма.

Суммируя, следует подчеркнуть, что формирование адаптации — сложный результат взаимодействия факторов эволюционного процесса, где направляющую роль играет естественный отбор, который связует требования среды со структурой генотипа и фенотипа организмов.

?

1. Почему адаптации относительны и связаны с определенными условиями обитания?

2. Каковы механизмы формирования адаптаций, какие факторы эволюции при этом действуют?

3. Приведите примеры различных приспособлений у животных к среде обитания.

4. Почему понятие «адаптация» в эволюционном смысле должно относиться не только к отдельной особи, но и к популяции и виду?

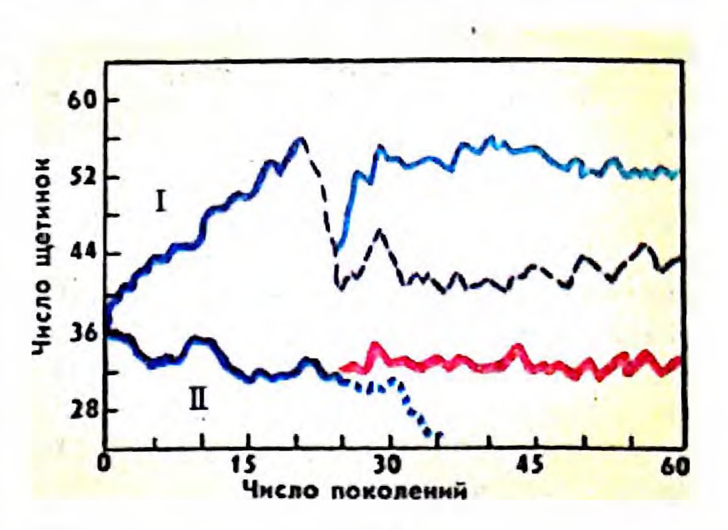


Рис. 165. Изменение числа щетинок у дрозофилы в процессе отбора

Синяя линия I — селекция на увеличение количества щетинок, *синяя линия* II — селекция на уменьшение количества щетинок. *Коричневая пунктирная линия* — отсутствие селекции; *зеленая линия* — стерильность при уменьшении количества щетинок; *красная линия* — стерильность при уменьшении количества щетинок; *синяя пунктирная линия* — уменьшение количества щетинок, приводящее особей к гибели

Глава XI. ВИДООБРАЗОВАНИЕ И МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

§ 62. Концепция вида

Развитие представлений о виде — Биологическая концепция вида — Критерии вида — Определение вида

Развитие представлений о виде. Ч. Дарвин не случайно озаглавил главный труд своей жизни «Происхождение видов путем естественного отбора». Проблема вида тем самым была сформулирована как центральная. Однако исключительная сложность вопроса и его явно недостаточная исследованность не позволили дать определенного ответа.

Вплоть до XVII в. исследователи опирались на представление о виде, созданное еще Аристотелем, который воспринимал виды как совокупности сходных особей. Термин «вид» (лат. species — взгляд, образ) указывает на способ выделения этих совокупностей. Такой подход без принципиальных изменений был использован многими выдающимися биологами, включая К. Линнея. Он правильно полагал, что виды — универсальные дискретные и объективно существующие в природе образования. Он также правильно установил, что в пределах вида многие существенные признаки меняются постепенно, так, что их можно выстроить в ряд. Между двумя разными видами можно обнаружить перерыв постепенности — *хиатус*.

Поскольку во времена К. Линнея эволюционная идея еще не развивалась, его система классификации видов в значительной мере основывалась не на родстве видов, а на их сходстве по наиболее четко различимым признакам. Следовательно, он классифицировал виды по внешним формальным признакам. В качестве аналогии можно рассмотреть классификацию минералов по цвету, не обращая внимания на их химический состав; тогда совершенно далекие минералы — белый мрамор и поваренная соль могут оказаться в одной группе, а черный мрамор окажется в совершенно другой группе. Такая классификация искусственна, хотя может быть удобной.

Спустя более 100 лет Ж.-Б. Ламарк построил систему классификации, в которой он проводил иной принцип эволюционного родства видов. Однако, выдвинув великую идею, он не смог верно оценить изменчивость видов и пришел к представлению об искусственности вида, придуманной для удобства классификации.

Возникла дилемма: если виды неизменны, то они дискретны и поэтому реальны, напротив, если они меняются во времени, то нет дискретности и в природе они как реальные образования не встречаются. Ч. Дарвин, как и многие его последователи, столкнулся с этой трудной проблемой и не смог ее полностью разрешить. Он писал: «Термин вид я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собой сходжих», отказываясь по существу от признания реальности видов. В других местах Ч. Дарвин не отрицал реальности и дискретности видов: «Все виды, как это мы видим, хорошо разграничены».

Современное представление о виде сложилось только к середине XX в. в рамках *синтетической теории эволюции* благодаря трудам многих выдающихся биологов: Н. И. Вавилова, Э. Майра, Ф. И. Добжанского, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Дж. Гексли.

Биологическая концепция вида. Виды могут очень резко отличаться друг от друга. Трудно сравнивать виды инфузорий, сосен, бабочек, пекарских дрожжей, поскольку различия между ними исключительно велики. А есть ли в их организации нечто общее, что и позволяет использовать термин «вид»? Именно выделение этих общих характеристик составляет основу биологической концепции. Сущность ее заключается в признании того, что

виды реальны, состоят из популяций, а все особи вида имеют общую генетическую программу, которая возникла в ходе предшествующей эволюции.

Важным положением биологической концепции является утверждение о том, что *виды определяются не столько различиями, сколько обособленностью.* Это означает, что не степень различий между двумя группами особей, а разрыв (хиатус) непрерывности в изменчивости признаков указывает на существование двух видов, представляющих два генетически, экологически и репродуктивно изолированных сообщества. Традиционно важным критерием существования двух видов считалась нескрещиваемость их представителей. Э. Майр в рамках биологической концепции вводит важное уточнение: решающим критерием служит не сама по себе невозможность межвидового скрещивания, а наличие изоляции (вторичной) в природных условиях. Верность такого подхода легко продемонстрировать на примере успешной гибридизации яков и крупного рогатого скота в искусственных условиях. Между тем ни у кого из специалистов не возникает и малейших сомнений в том, что это два вполне самостоятельных вида, которые в природе надежно изолированы многими барьерами, включая поведение.

Критерии вида. Из биологической концепции вида вытекают конкретные положения — критерии, позволяющие отличать один вид от другого.

Морфологический критерий вида — один из важнейших. Морфологический критерий есть характеристика особенностей строения, совокупность его признаков. Как уже отмечено выше, очень важно для различения двух видов обнаружение хиатуса, т. е. разрыва в непрерывном изменении признака. Например, если количество зубчиков и коготков у одной группы особей варьирует от 2 до 7, а у другой от 12 до 20 — это и есть разрыв в непрерывном варьировании. Долгое время морфологический критерий был главным и даже единственным. С его помощью легко определяются виды, которые не являются близкими родственниками.

Кошку и собаку без труда может различить даже маленький ребенок, собаку и лисицу различит любой взрослый человек; лисицу и песца легко различит знающий человек, но не всякий, кто сталкивается впервые с этими двумя видами животных, относящихся к разным родам, безошибочно определит их. Вопрос определения близких видов, внешне почти не отличающихся, во многих случаях вырастает до сложной научной проблемы. Использование специальных методов в некоторых случаях позволяет различать виды, имеющие очень высокую степень морфологического

сходства, однако в природных условиях жестко изолированных и не скрещивающихся между собой. Это так называемые *виды-двойники*. Следовательно, морфологический критерий не является достаточным в целом ряде случаев.

Развитие генетических исследований позволило широко ввести в практику изучения видов **генетический критерий**. Каждый вид имеет свойственный ему набор хромосом, характеризующийся определенным числом хромосом, их структурой и дифференциальной окраской (см. § 19). Использование такого подхода весьма эффективно и позволяет надежно различать виды, почти не отличающиеся по морфологическим признакам,— виды-близнецы.

Анализ хромосомного набора позволил разделить прежде воспринимавшийся как единый вид полевки обыкновенной (Microtus arvalis) на пару видов-двойников (M. arvalis — 46 хромосом и M. subarvalis — 54 хромосомы, рис. 166).

За последние годы развилось несколько методов, значительно увеличивающих возможность генетического критерия. К их числу относятся: сравнение последовательностей ДНК, сравнение структур однотипных молекул белков (как физико-химическими, так и иммунологическими методами). Несмотря на большие разрешающие возможности, генетический критерий также не является абсолютным.

Эколого-географический критерий вида включает как ареал обитания, так и непосредствен-

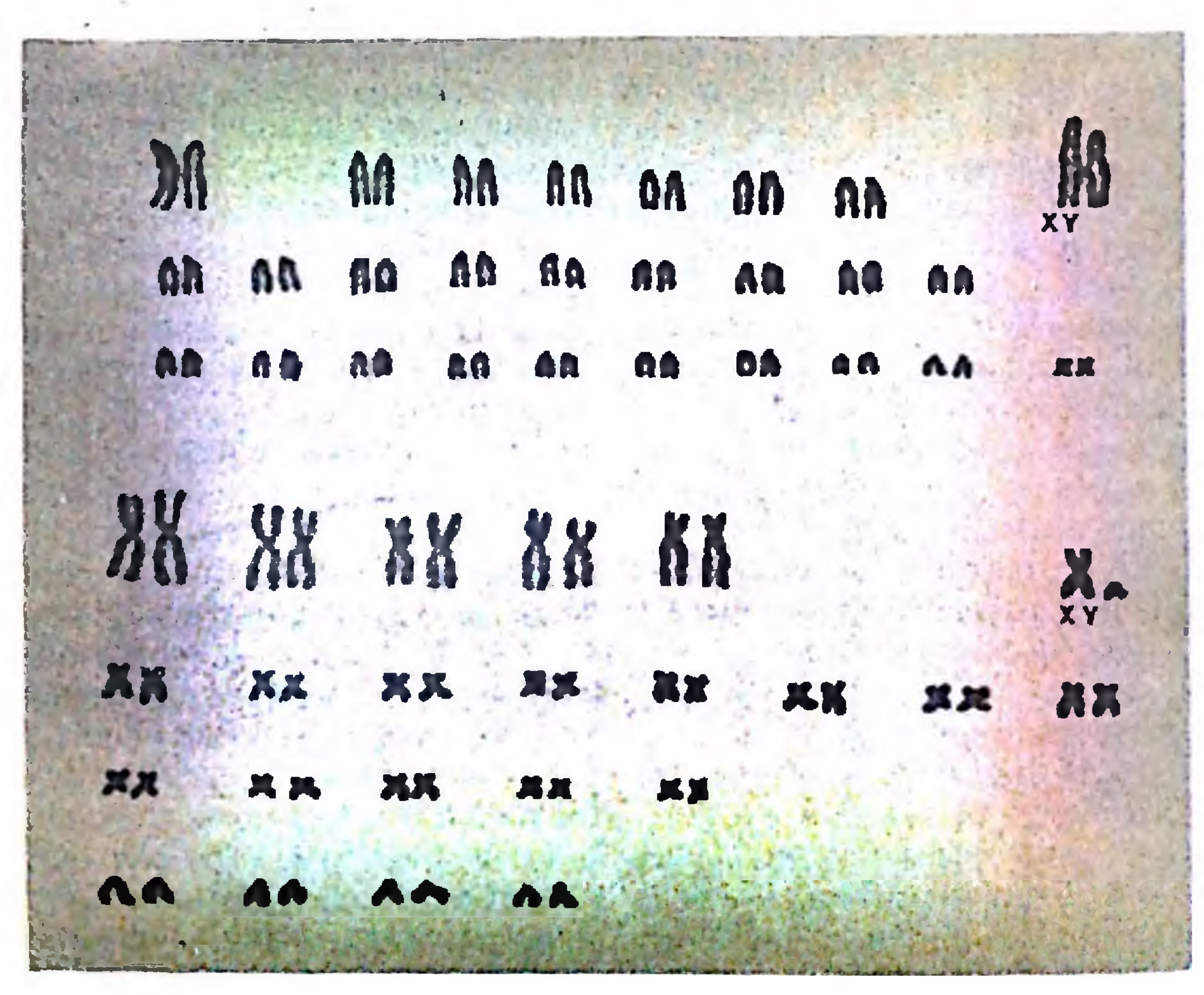


Рис. 166. Хромосомные наборы обыкновенной полевки — 2*n*-46 (*внизу*) и восточноевропейской полевки 2*n*-54 (*вверху*). По внешнему виду они не отличаются друг от друга (виды-двойники)

ную среду обитания вида — его *экологическую нишу* (см. § 87). Каждый вид имеет свою собственную нишу обитания и ареал распространения. Однако и данный критерий далеко не всегда достаточен для решения вопроса о видовой принадлежности.

Репродуктивная изоляция. К важнейшей характеристике вида, размножающегося половым путем, относится репродуктивная изоляция (см. § 57). Она, как отмечалось, является результатом эволюции всей генетической системы данного вида и охраняет его от проникновения генетической информации извне.

Отсутствие гибридизации между двумя группами популяций, непосредственно контактирующих,— указание на их различную видовую принадлежность. Но и в тех случаях, когда возникают зоны гибридизации (см. § 63), разрушения генетических систем обоих видов, как правило, не происходит благодаря их высокой устойчивости. Таким образом, репродуктивная изоляция хотя и очень важный критерий, но не абсолютный.

Итак, *каждый критерий в отдельности недостаточен для определения вида, только в совокупности они позволяют точно выяснить видовую принадлежность живого организма.*

Определение вида. Наиболее существенной характеристикой вида является то, что он представлет собой генетически единую систему. Особи разных популяций одного вида могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Вследствие этого гены могут распространяться из одной популяции вида в другую, образовывать новые комбинации. Но они не могут перейти из одного вида в другой из-за обособленности видов друг от друга специальными барьерами. В тех редких случаях, когда «незаконные» скрещивания происходят, включаются в действие многочисленные изоляционные механизмы, ведущие к гибели или неполноценности гамет, зигот, эмбрионов и взрослых особей.

Виды, несомненно, представляют собой реально существующие замкнутые репродуктивные сообщества. Вид так же реален, как индивидуум, однако это далеко не всегда очевидно. Вследствие этого практическое выявление принадлежности особи к определенному виду часто оказывается затруднительным.

На основании сказанного можно дать следующее определение вида. *Вид — совокупность географически и экологически близких популяций, способных в природных условиях скрещиваться между собой, обладающих общими морфофизиологическими признаками, биологически изолированных от популяций других видов.*

Трудности, встречаемые биологической концепцией вида. Нет сомнений, что биологическая концепция вида представляет собой большое достижение в развитии теории вида и позволяет объективно выделять виды как независимые репродуктивные сообщества. Тем не менее биологическая концепция встречает много трудностей. Среди них можно выделить следующие: 1. Применение биологической концепции резко осложняется для описания видов с бесполым размножением, партеногенетических и самооплодотворяющихся видов. Основное положение этой концепции — о свободном скрещивании в пределах популяции и межпопуляционных связях как силах, поддерживающих целостность вида,— не срабатывает. Дело в том, что у таких организмов обычно имеются хорошо

различимые клоны, каждый из которых берет начало от одного индивида. Возникает естественный вопрос: что связывает клоны, формально входящие в вид, и что означает понятие «вид» в этом случае? 2. Биологическая концепция вида оказывается практически малопригодной для определения видов применительно к вымершим формам. 3. Случаи незавершенного видообразования, когда эволюционирующие формы еще не достигли видового статуса.

?

1. Какие доказательства, свидетельствующие о том, что виды объективно существуют в природе, вы сможете привести?

2. Почему только совокупность разнообразных критериев вида может позволить отличить один вид от другого?

3. Какие изолирующие механизмы отделяют один вид от другого? Какова роль человека в ломке межвидовых барьеров и получении гибридов?

4. Какие имеются трудности в определении вида, все ли организмы подходят под его критерии?

§ 63. Популяционная структура вида

Клинальная изменчивость — Географические изоляты — Зоны контакта, или зоны перекрывания — Сравнение структуры различных видов

Представление о целостности вида и его реальности вовсе не означает признания единообразия особей и популяций в пределах ареала. Конечно, встречаются виды, как правило, обитающие на изолированной небольшой территории со слабо выраженной внутривидовой изменчивостью. Однако множество видов обладает высокой степенью внутривидовой изменчивости и весьма сложной популяционной структурой. Далее мы рассмотрим наиболее типичные элементы этой структуры.

Клинальная изменчивость. При сравнении соседних популяций одного вида часто отмечают их некоторое отличие друг от друга по группе признаков. Прослеживая какой-либо признак в ряду соседствующих популяций, часто обнаруживают, что он изменяется постепенно в некоем направлении. Дж. Гексли предложил для обозначения такого градиента (направленного изменения) признака термин «клин». Подобная географическая изменчивость признаков в пределах видов получила название *клинальной.* Таким образом, клинальная изменчивость — это более или менее плавное изменение выражения признака или концентрации аллеля от одних частей ареала к другим. В качестве примера клинальной изменчивости можно указать на изменчивость длины черепа обыкновенной лисицы (рис. 167). Линиями указаны места, где распространены лисицы с одинаковой длиной черепа. Их расположение весьма причудливо и отражает характер внутривидовой изменчивости. В западной части ареала максимальные значения признака отмечены на Южном Урале, минимальные — на юге Туркмении. На востоке наибольшие значения обнаружены на юге Приморья и на Камчатке, наименьшие — в центре Якутии.

Клинальная изменчивость по разным признакам независима. Причины ее возникновения и устойчивого поддержания сводятся главным образом к взаимодействию двух сил. Во-первых, это влияние естественного отбора, который адаптирует

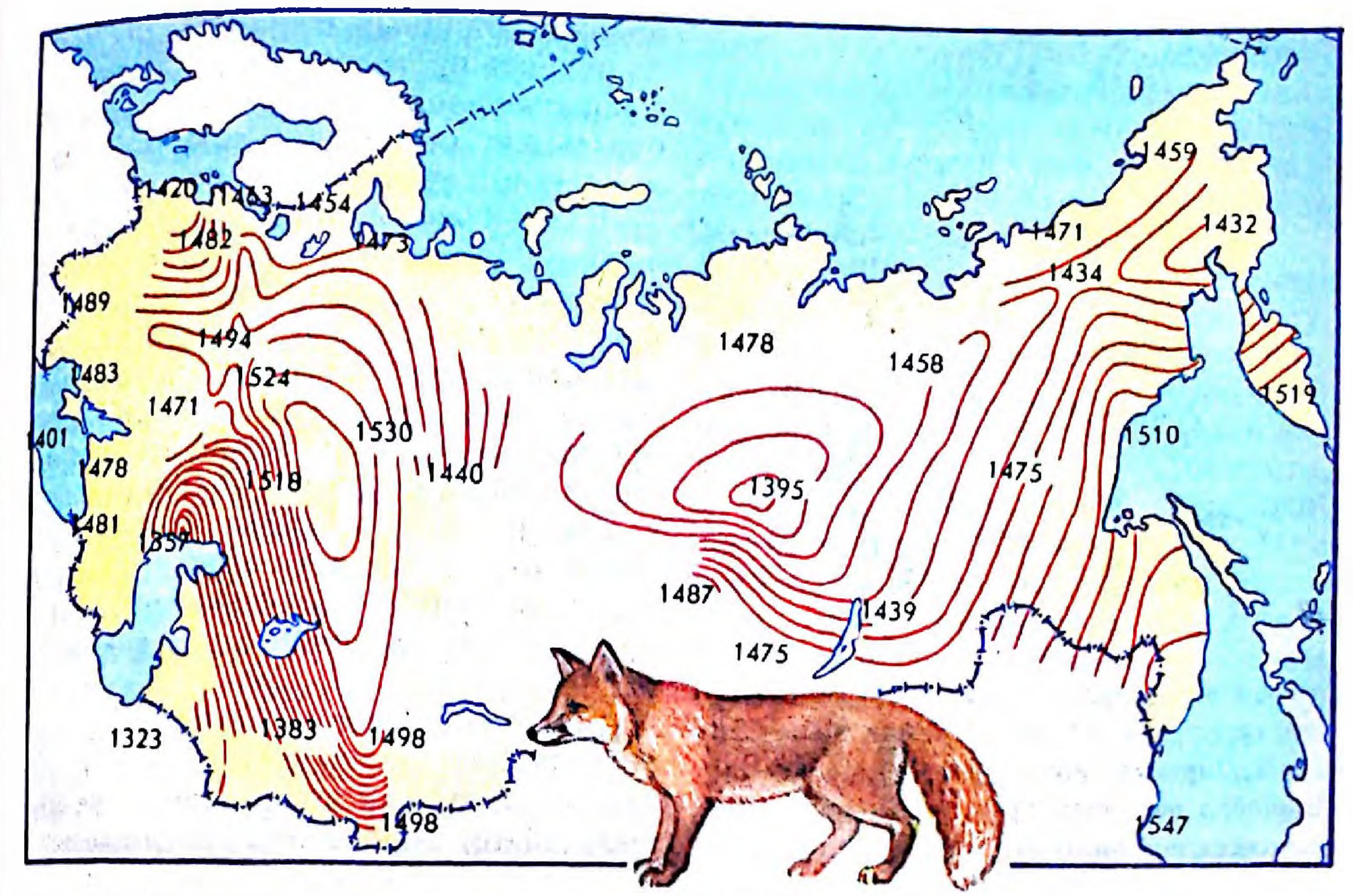


Рис. 167. Клинальная изменчивость длины черепа обыкновенной лисицы

каждую популяцию к конкретным условиям обитания данной местности, во-вторых, действие потока генов (см. § 56), который «стремится» стереть различия между популяциями данного вида, максимально объединить их. Компромисс, или, можно сказать, результирующая указанных сил, по-видимому, и создает само явление клинальной изменчивости.

По мере продвижения к периферии видового ареала плотность популяций падает, появляются изолированные популяции. Однако в конце концов для каждого вида существует граница его распространения. В одних случаях такой границей оказывается непреодолимая для вида преграда: море, крупная река, перешеек, горы и т. д. В других случаях видимая преграда отсутствует, но это и есть, вероятно, ситуация, когда требование адаптации в данном месте приходит в противоречие с возможностью преобразования генетической системы данной популяции без утраты ее основных свойств.

Далеко не последнюю роль в интеграции вида в целостное образование играют генные потоки, которые обычно на периферии вида или в труднодоступных местах не столь интенсивны.

Географические изоляты. Как можно видеть из сказанного ранее, не все популяции входят в совокупность контактирующих популяций. Некоторые популяции выпадают из системы внутривидовых связей, поток генов между ними и остальными популяциями вида крайне ослабляется либо исчезает вовсе. Такие популяции называют *изолированными*. У многих видов существуют одна или несколько изолированных популяций,



Томас Генри Гексли (1825—1895) — английский естествоиспытатель. Ближайший соратник Ч. Дарвина, популяризатор его учения. Установил общность происхождения пресмыкающихся и птиц

особенно вблизи периферии видового ареала. Частота изолятов резко возрастает во всех случаях, когда географические или экологические условия вызывают островной характер распространения популяций. Это не обязательно относится только к островам в океане, но и к экологическим островам, будь то горные цепи, участки леса в степях, озера и т. д. Встречаемость изолятов зависит от многих причин, среди которых не последнюю роль играет степень подвижности взрослых организмов и разных стадий их развития (семян, спор, яиц и т. д.).

Вид может демонстировать большое фенотипическое однообразие на протяжении обширных областей, где его ареал непрерывен и изоляты отсутствуют, и проявлять большую склонность к образованию фенотипически отличающихся изолятов там, где преграды разрушают целостность ареала. В настоящее время нет надежных данных, позволяющих точно оценить продолжительность существования изолятов, но, по-видимому, она может составлять тысячи и даже десятки тысяч лет и более.

Какова эволюционная судьба изолятов? Можно указать по крайней мере на три возможных варианта: превращение в новые виды, вымирание и слияние с родительским видом. Ясно, что вымирание — наиболее простой путь, не имеющий эволюционной перспективы. Превращение в новый вид, т. е. видообразование, напротив, наиболее существенный и эволюционно важный путь, его обсуждению посвящен следующий параграф.

Наконец, третья возможность — восстановление репродуктивных контактов с другими популяциями вида, оно может протекать по-разному. В одних случаях восстановление связей приводит к поглощению изолированной популяции и формированию достаточно однородной популяционной структуры вида. В других случаях образуются зоны контакта, которые, подобно шраму, указывают, что ранее целостность ткани в данном месте была нарушена.

Зоны контакта, или зоны перекрывания. Итак, третьим элементом видовой структуры, кроме клинов и изолятов, который достаточно часто обнаруживается, являются зоны контакта, или зоны перекрывания. Эти образования существуют достаточно долго, в некоторых случаях, судя по имеющимся фактам, многие тысячи и десятки тысяч лет. Выделяют два основных способа формирования зон перекрывания. Первый вариант, по-видимому, гораздо более распространенный, мы уже рассмотрели. Это результат установления связей между изолированными ранее частями вида. В тех случаях, когда изоляты

длительное время эволюционировали независимо и накопили большое количество важных для существования вида адаптаций, в зоне контакта появляется много гибридов, отличающихся от родительских форм по многочисленным признакам и приспособленности. Примером являются зоны гибридизации в местах соприкосновения ранее изолированных групп популяций европейского и рыжехвостого жуланов (рис. 168).

Зоны перекрывания могут со временем расширяться. Такой ход событий указывает на то, что различия, накопившиеся в ходе предшествовавшей эволюции, не слишком велики и условия в обеих частях видового ареала позволяют иметь единый нерасчлененный вид. Зоны перекрывания могут с течением времени становиться уже и даже полностью исчезать. Это означает, что гибриды уступают по уровню адаптированности родительским формам и дизруптивная форма отбора будет способствовать подбору брачных пар в пределах каждой из контактирующих популяций. Итогом может быть возникновение достаточно прочных изолирующих механизмов, вплоть до обособления независимых видов.

Вторая возможность возникновения зон перекрывания, по-видимому, встречается гораздо реже. При резком изменении условий обитания на видовом ареале могут возникнуть две (или большее количество) области, в которых естественный отбор действует в разных направлениях. При этом с неизбежностью будет происходить отбор различных фенотипов (и генотипов), отвечающих условиям обитания. Например, в южной части ареала будут иметь преимущество темноокрашенные формы, а в северной — светлоокрашенные. В зонах контакта, проходящих по границе леса и степи, появятся гибриды, имеющие не только родительское, но и промежуточные значения признаков.

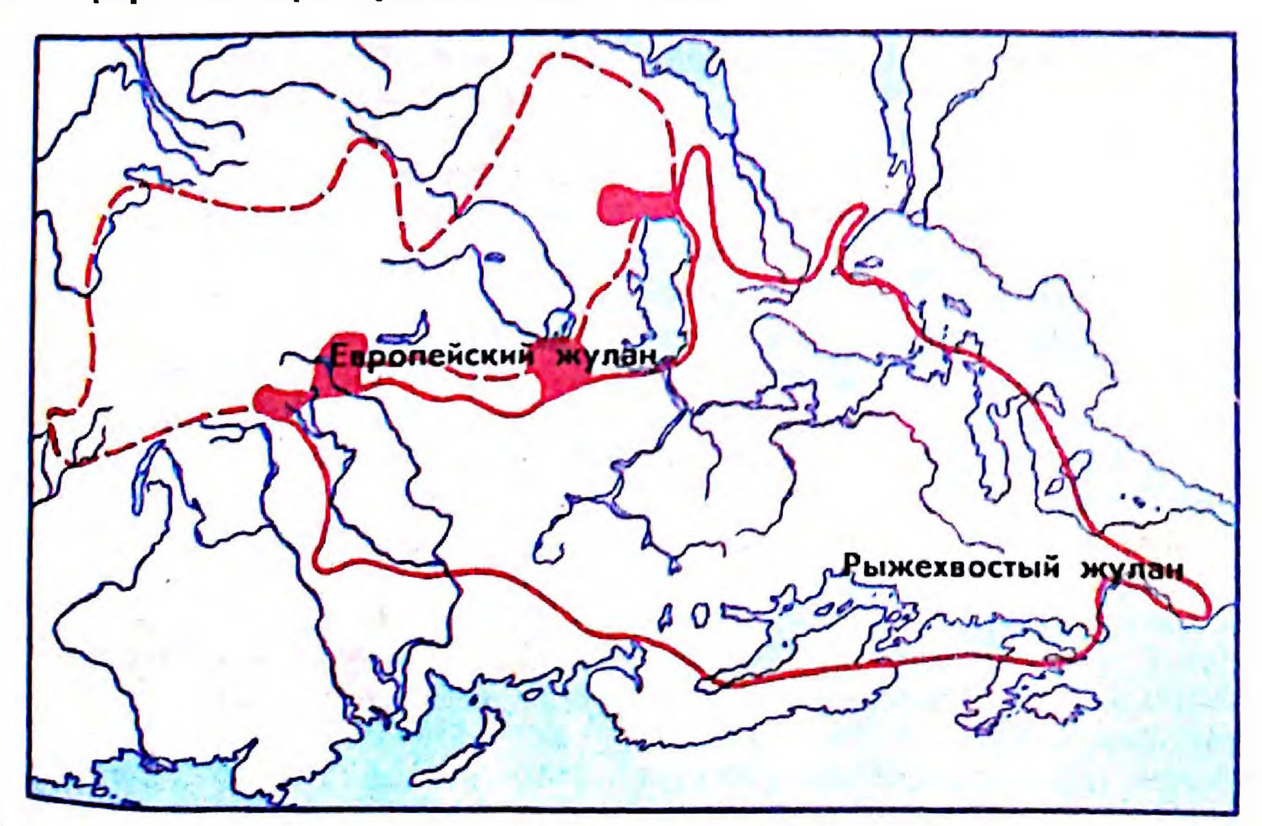


Рис. 168. Зоны контакта между ранее изолированными популяциями жулана

Ширина зон перекрывания может быть очень разной, от нескольких километров, как в случае зоны контакта двух подвидов домовых мышей в центральной Дании, до десятков и сотен километров, как у жуланов.

Сравнение структуры различных видов. Виды очень различаются по своей популяционной структуре друг от друга. Они могут быть фенотипически довольно однообразными или обнаруживать очень широкую изменчивость. Есть виды, обитающие на небольшом удаленном острове или озерке в степи, состоящие из одной популяции. В то же время известны виды, ареал которых простирается по Евразии, охватывая различные экогеографические зоны. Такие виды имеют сложную структуру: несколько подвидов, множество популяций, изоляты, клины и зоны контакта. Различие между видами — это естественный результат несходства их эволюционного пути, особенностей биологии, возраста и многих других обстоятельств.

?

1. Как исторически складывалось представление о виде?

2. Какие основные критерии используются для определения видов?

3. Какие критерии вы считаете наиболее важными при определении вида?

4. Можно ли сказать, что любой вид представляет собой репродуктивно изолированный генофонд? Как вы это понимаете?

5. Какую роль играют изоляты в процессе видообразования?

§ 64. Видообразование

Определение понятия «видообразование» — Принцип расхождения (дивергенции) признаков — Изоляция как пусковой механизм видообразования — Генетическая основа видообразования — Эволюция изолированной популяции — Хромосомные перестройки и видообразование

Разнообразие видов, существующее в природе, огромно, их число оценивается величиной в несколько миллионов. Со времен возникновения жизни на Земле количество существовавших когда-либо видов, как полагают специалисты, вероятно, в 50—100 раз больше. Как возникло это гигантское разнообразие? Разрешение этого труднейшего и центрального вопроса эволюционной теории — задача чрезвычайной сложности. Существуют по крайней мере две причины, которые очень осложняют ее решение. Первая — длительность видообразования, препятствующая наблюдению за процессом и не позволяющая изучать его в эксперименте. Вторая — большое разнообразие путей, по которым может проходить возникновение видов у разных организмов, что сильно затрудняет выделение общих черт видообразования как процесса.

Определение понятия «видообразование». Большой вклад в понимание проблемы внес Э. Майр. Он определил три основных пути, ведущих к появлению новых видов (рис. 169). Первый из них — преобразование существующих видов. Это означает, что в ходе эволюции вид *A* превращается в вид *B*. Такой процесс получил название *филетическое видообразование* и не предполагает изменения числа видов. Второй путь связан со слиянием двух существующих видов *A* и *B* и образованием нового вида *C*. В этом случае

говорят о *гибридогенном* происхождении видов, при котором, вероятно (хотя и крайне редко), бывают случаи исчезновения родительских видов, и тогда видообразование сопровождается уменьшением числа видов. Более типичным является исход, в результате которого сохраняются виды *A*, *B* и добавляется вид *C*, т. е. происходит увеличение числа видов. В качестве примера можно указать на культурную сливу — естественный, возникший из терна и алычи тетраплоид (рис. 170).

Третий путь видообразования, который, вслед за Э. Майром, можно назвать истинным видообразованием, основывается на дарвиновском представлении о расхождении (дивергенции). Таким образом, в данном случае речь идет об увеличении числа видов. Именно этот вариант видообразования, по-видимому, самый распространенный, и благодаря его существованию появилось большинство видов. Таким образом, термин «видообразование» в узком смысле означает *расщепление одного вида на несколько, т. е. увеличение числа видов*.

Принцип расхождения (дивергенции) признаков. Ч. Дарвин, вспоминая в «Автобиографии» историю своих исследований, подчеркивал, что долгое время после открытия принципа естественного отбора и объяснения загадки адаптации живого к меняющимся условиям среды он не мог решить вопрос о возникновении разнообразия видов. Действительно, вопрос о том, почему в ходе эволюции создано огромное разнообразие видов и как это произошло, очень важен. Этот вопрос Ч. Дарвин рассмотрел на примере искусственного отбора. Он указывал, что «выведение пород, настолько резко различающихся, как скаковая и ломовая

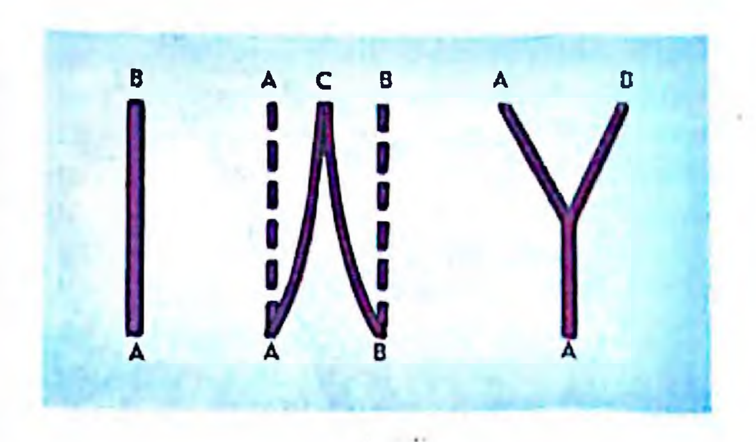


Рис. 169. Три основных пути, ведущих к появлению новых видов:

слева направо — филетическое видообразование, гибридное происхождение вида; происхождение вида путем дивергенции (расхождения)

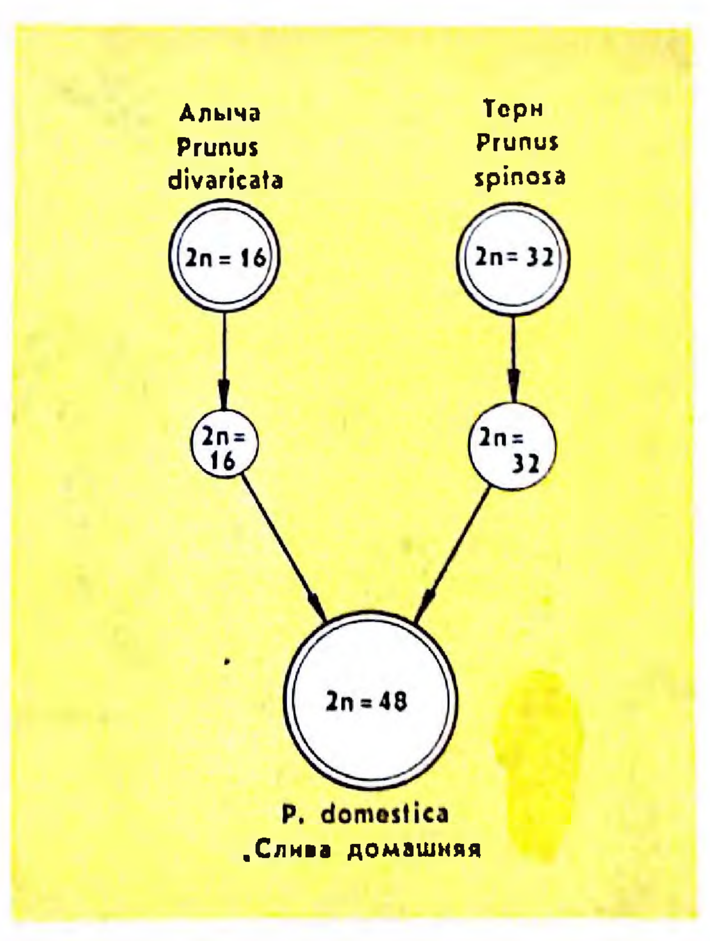


Рис. 170. Схема ресинтеза культурной сливы, возникшей из терна и алычи

лошади, или различных пород голубей, не могло быть результатом только случайного накопления сходных изменений в длинном ряде последовательных поколений» (рис.

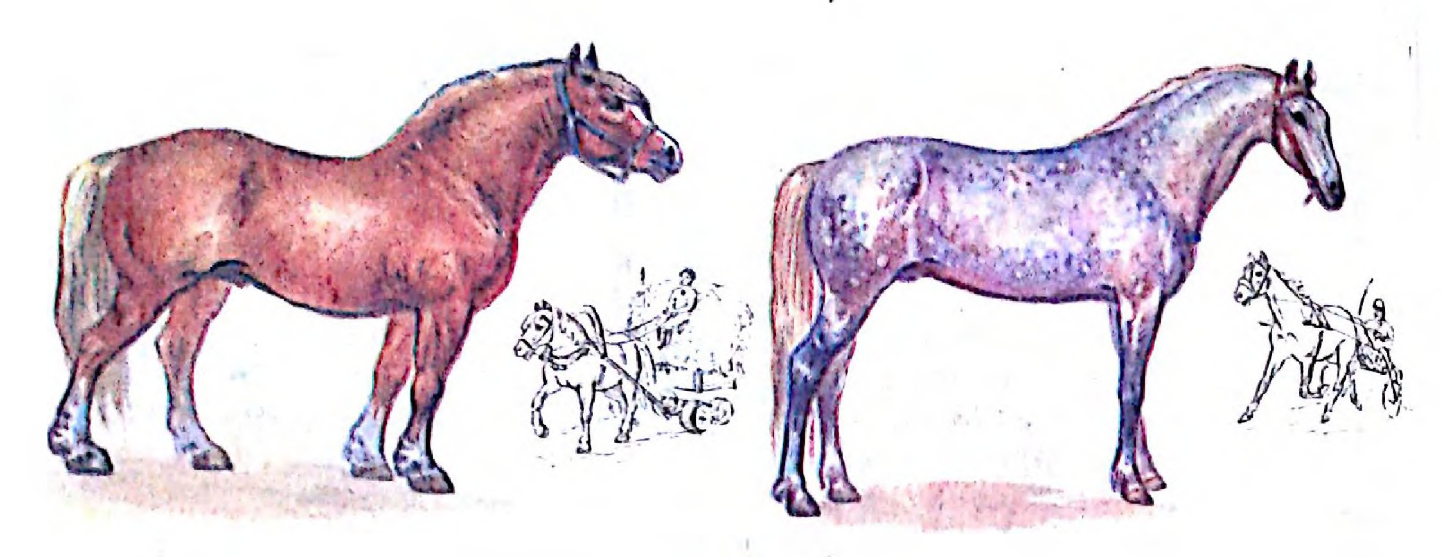


Рис. 171. Различия в экстерьере тяжеловоза и скаковой лошади

Совиный
Павлиный
Почтовый
Дутыш
Дикий
Якобинец

Рис. 172. Разнообразие пород голубей

171, 172). Отбор, с одной стороны, все более резвых лошадей, с другой — все более мощных, способных к перемещению больших тяжестей, при браковке промежуточных привел к появлению огромных различий у пород, возникших от общего предка. Такой процесс характерен и для естественных условий. Пусть некий хищник достиг того предела численности, когда прокормиться на данной территории он уже не может. Тогда, чтобы увеличить численность, он должен занять новые места обитания (на земле, на воде, на деревьях и т. д.) и освоить новые способы питания, включая постепенный уход от плотоядного способа. «Наибольшая сумма жизни осуществляется,— писал Дарвин,— при наибольшем разнообразии строения». Итак, виды стремятся к достижению «наибольшей суммы жизни», т. е. к максимально возможному заполнению мест обитаний и способов существования.

Справедливость этого принципа была экспериментально доказана выдающимся отечественным экологом Г. Ф. Гаузе (см. § 93). Ответив на вопрос, почему виды стремятся к разнообразию, Ч. Дарвин предложил *принцип дивергенции* для объяснения того, как это происходит (рис. 173). Он полагал, что сходные организмы связаны узами родства и возникли от общего предка. Их постоянное размножение, образование отличий, приспособление к разным местам обитания составляют основу процесса дивергенции. Последовательно применяя идею дивергенции, можно полагать, что все виды произошли от существовавшего когда-то единого источника жизни. Идея дивергентной эволюции была вторым крупнейшим достижением Ч. Дарвина. Уместно напомнить, что Ж.-Б. Ламарк думал иначе: он считал, что каждый организм или группа организмов представляют собой независимую эволюционную линию, возникшую в результате самозарождения и последующего стремления организмов к совершенству.

Изоляция как пусковой механизм видообразования. Во времена Дарвина значение изолирующих механизмов в дивергенции форм не было оценено. Между тем изоляция (первичная) играет исключительно важную роль. Без этого важного фактора расхождение невозможно. Как мы

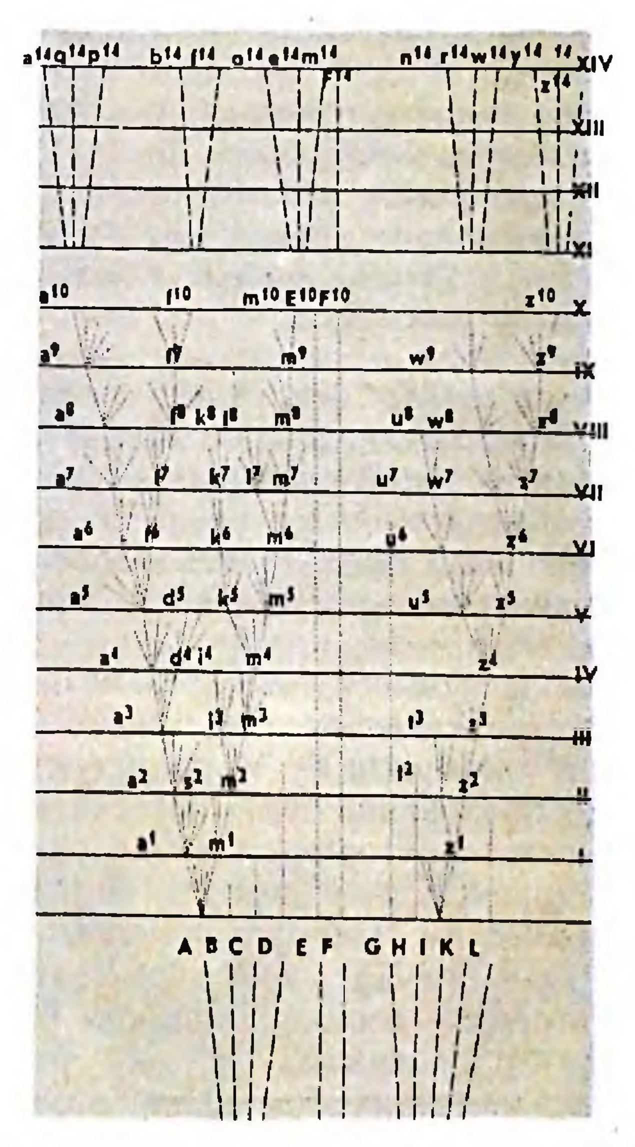


Рис. 173. Схема дивергенции (рисунок Ч. Дарвина):

А — L — виды разных родов, интервалы линий — 100 поколений; *а — z* — хорошо выделяющиеся разновидности



Георгий Францевич Гаузе (1910—1986) — отечественный микробиолог и эколог. Впервые открыл важную закономерность: два разных вида не могут занимать одну экологическую нишу. Эта закономерность получила название *закона Гаузе*

уже отмечали (см. § 57), главное значение изолирующих механизмов состоит в ослаблении или прекращении обмена генами у дивергирующих форм. Чем эффективнее изоляция, тем ощутимее результаты дивергенции.

В зависимости от типа изоляции (пространственная или экологическая) дивергенция и последующее видообразование будут протекать на разных территориях либо на одной. В первом случае говорят об *аллопатрическом* (лат. allos — разный, patria — родина) видообразовании, во втором — о *симпатрическом* (лат. sym — одинаковый, patria — родина). Симпатрическое видообразование отмечается в том случае, когда существует эффективная экологическая изоляция, поддерживаемая дизруптивным отбором. Другим пусковым механизмом симпатрического видообразования могут быть геномные мутации и некоторые типы хромосомных перестроек. Например, при возникновении тетраплоидного ($4n$) растения в популяции диплоидов ($2n$) возникает жесткий барьер изоляции, поскольку образующиеся при скрещивании триплоиды обычно стерильны.

Генетическая основа видообразования. Виды представляют собой целостные природные образования. Основа этой целостности — единый комплекс генов, хорошо адаптированных друг к другу, постоянно подвергающихся действию отбора. У каждого вида — свой собственный уникальный комплекс генов, обеспечивающий его приспособленность к условиям обитания. Поэтому суть видообразования состоит в формировании нового генного комплекса, отличного от родительского. Трудность перехода от прежней генетической системы к новой состоит в том, что любая эволюционно сложившаяся система обладает большой устойчивостью и определенным консерватизмом. Непрерывно осуществляющийся стабилизирующий отбор придает генному комплексу свойства гомеостаза, что сильно препятствует выводу генетической системы из состояния равновесия.

Следовательно, в ходе любого акта видообразования на первом этапе необходимо преобразование и даже частичное разрушение генного комплекса родительского вида, а на следующем этапе — создание нового генного комплекса.

Эволюция изолированной популяции. Существенным элементом современных представлений о видообразовании служит изолированная популяция. Поскольку выделение изолята происходит случайно, а его начальный размер не очень велик, срабатывает *принцип основателя* (см. § 58).

Это означает, что основатели изолята содержат лишь малую часть изменчивости популяций родительского вида, которая по своим характеристикам — частотам и набору аллелей и генотипов существенно отличается от нее. Следовательно, стартовые позиции для эволюционного процесса в изоляте отличны от родительского вида. Условия, в которых протекает их эволюция, также не одинаковы, что определяет особенности и направление действия отбора в обоих случаях.

Независимое действие естественного отбора, случайность протекания мутационного процесса и дрейфа генов, суммируясь, в ряду поколений будут неизбежно вести ко все более усиливающейся дивергенции между изолятом и остальным видом по генетическому составу. Быстрые изменения генофонда изолированной популяции приведут к тому, что отлаженные в предшествующей эволюции взаимодействия между генами в ходе индивидуального развития будут нарушены. Как следствие, появятся генотипы, отличающиеся пониженной жизнеспособностью, возникнут новые направления естественного отбора, скорость расхождения популяций возрастет.

На первых этапах эволюции изолята, кроме перечисленных факторов, свою лепту вносит возрастание вероятности близкородственных скрещиваний (инбридинга), связанное с ограниченной численностью изолята. В результате происходит увеличение гомозиготности, которое у многих видов приводит к снижению жизнеспособности и даже вымиранию. Это одна из серьезных опасностей, подстерегающих изолят на пути независимой эволюции. Далеко не все изоляты преодолевают первые этапы независимой эволюции.

Видообразование представляет собой процесс, в ходе которого происходит изменение и последующее полное обособление части вида. На рисунке 174 схематически показано видообразование. В исходном виде *А* имеет множество популяций, связанных между собой. По мере накопления различий при изоляции части вида происходит разрыв единой генетической системы на две — прежнюю и новую, т. е. осуществляется видообразование.

Хромосомные перестройки и видообразование. Дивергенция часто сопровождается изменением числа хромосом либо их формы. Сравнение большого количества видов, состоящих в близком родстве, указывает, что, как правило, их хромосомные наборы отличаются в большей или меньшей степени. Этот факт указывает на большую важность хромосомных перестроек в видообразовании. Что в данном случае является причиной, а что следствием? Многие исследователи полагают, что хромосомные перестройки можно рассматривать скорее в качестве одного из условий успешного видообразования, поскольку перемещение фрагментов и целых хромосом могут вызывать

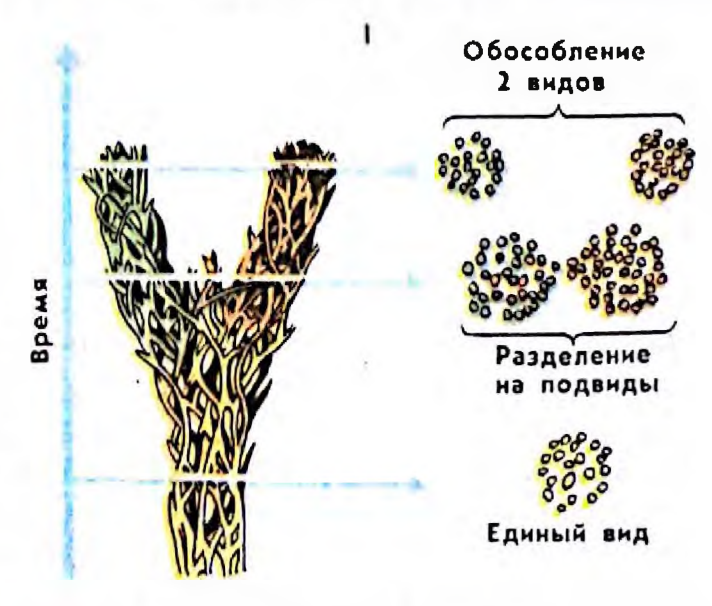


Рис. 174. Схема видообразования

многочисленные изменения активности генов. Большую роль в установлении специфического режима работы генов играет распространение в генофонде дивергирующей популяции повторенных последовательностей, возникающих благодаря дупликациям.

В ряде случаев видообразование не затронуло строения хромосом. Некоторые виды дрозофил и комаров, несмотря на полностью совпадающий рисунок политенных хромосом, обнаруживают четкие межвидовые различия. Однако даже в этих случаях установлено, что взаимное расположение хромосом в клеточном ядре у них отличается. Накапливающиеся в ходе видообразования различия в строении хромосом служат в дальнейшем препятствием на пути успешной гибридизации, поскольку вызывают нежизнеспособность и стерильность гибридов.

? 1. Как формировались взгляды на процесс видообразования?

2. Под влиянием каких эволюционных факторов идет процесс видообразования?

3. Какие генетические механизмы лежат в основе видообразования?

4. Какие основные способы видообразования вы можете назвать?

5. К каким эволюционно значимым результатам приводит процесс видообразования?

§ 65. Типы видообразовательного процесса

Аллопатрическое видообразование — Симпатрическое видообразование

Аллопатрическое видообразование. *Аллопатрическое, или, как еще говорят, географическое, видообразование основано на пространственной изоляции.* Должно существовать большое количество «зарождающихся» видов, поскольку ясно, что лишь небольшая их часть успешно преодолеет все трудности, возникающие в ходе видообразования. Полагают, что на сотни попыток видообразования лишь единицы успешны.

Количество изолятов на вид в разных группах животных, вероятно, изменяется очень существенно. По данным Э. Майра, например, в некоторых семействах австралийских птиц на один вид в среднем приходится по 3,82 изолята. Классический пример аллопатрического видообразования — эндемичные виды, возникшие на островах. Вьюрки на Галапагосских островах, описанные впервые Ч. Дарвином,— свидетельство эффективности аллопатрического видообразования. На Американском континенте существует вид вьюрков, который стал исходным видом в серии видообразовательных процессов, после того как птицы, основатели популяции на Галапагосских островах, попали туда (рис. 175). Результаты дивергенции тем отчетливее, чем больше времени прошло с момента возникновения изоляции.

Британские острова, отделившиеся от Европы несколько тысяч лет назад, имеют фауну, сходную с европейской. На средиземноморских островах Корсики и Сардинии, обособившихся от Европы миллионы лет назад, существуют местные виды, в том числе дикий кот, сардинский заяц, эндемичные виды других животных. Острова, имеющие очень длительную историю обособленного существования, уже существенно отличаются по составу флоры и фауны. На Мадагаскаре, например, нет типичных для Африки крупных ко-

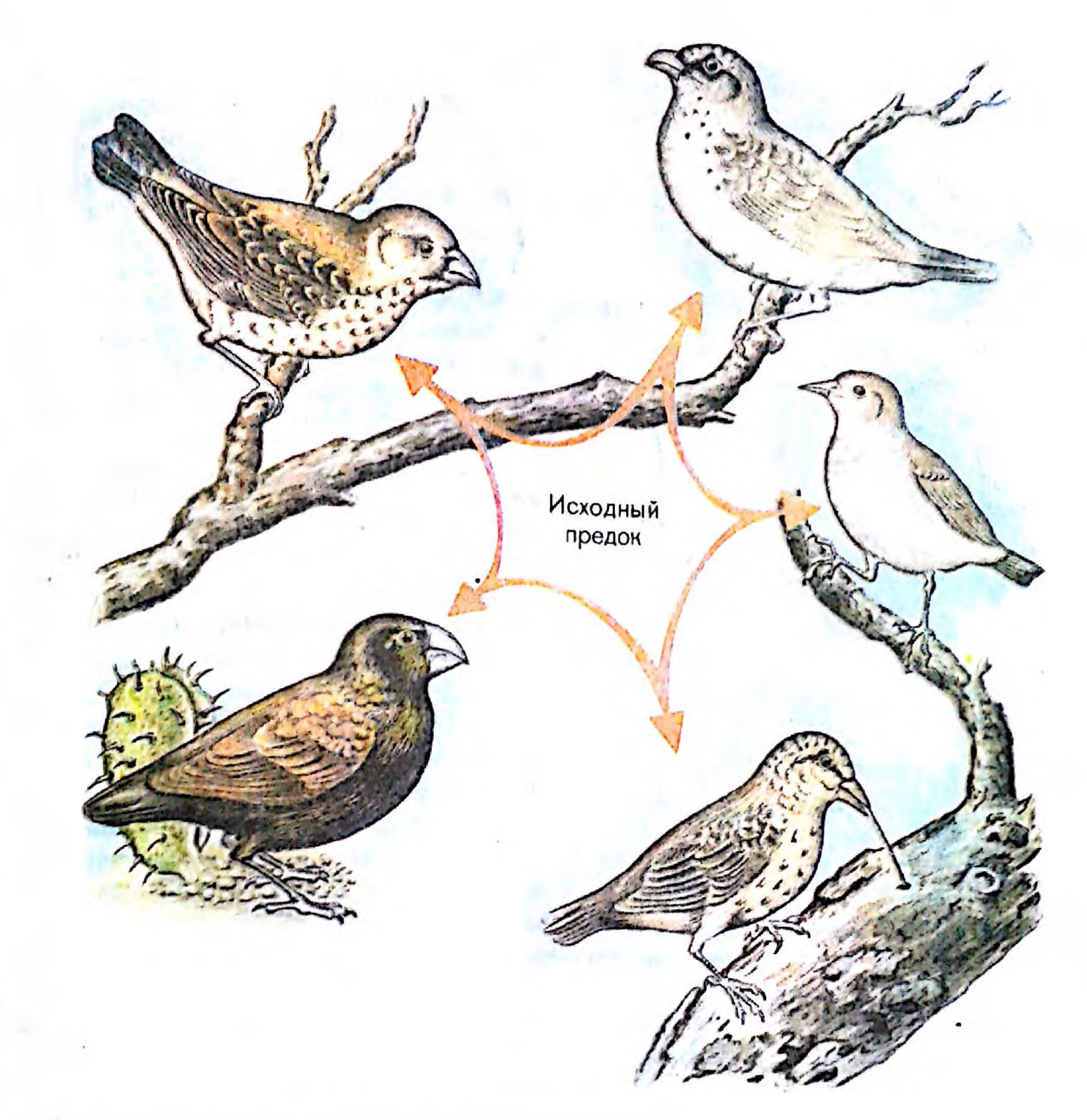


Рис. 175. Разнообразие вьюрков на Галапагосских островах

пытных: быков, антилоп, носорогов, зебр. Нет и крупных хищников (львов, леопардов, гиен), высших обезьян (павианов и мартышек). Но много видов лемуров, образующих эндемичное семейство (рис. 176).

Итак, огромное количество фактов по географической изменчивости видов и наличию изолятов указывают на реальность и типичность аллопатрического видообразования.

Симпатрическое видообразование. Видообразование, как известно, непременно начинается с изоляции. В случаях, когда *изоляция дивергирующих популяций достигается на единой территории, имеет место симпатрическое видообразование*. Следовательно, для решения вопроса, возможно ли симпатрическое видообразование и как часто оно происходит, необходимо знать, эффективна ли экологическая изоляция (см. § 57). В ряде случаев, что больше характерно для растений, изоляция развивается вследствие геномных



Рис. 176. Лемуры острова Мадагаскар

и хромосомных перестроек и бывает весьма эффективной. Естественно, такой способ изоляции к экологическим не относится.

Сложнее обстоит дело, когда экологическая изоляция поддерживается благодаря действию дизруптивной формы отбора. Таких примеров немного. Один из них приводится в работах отечественного биолога Н. В. Цингера. Для большого погремка (о нем выше упоминалось) сроки цветения и созревания растянуты почти на все лето. Однако на сенокосных лугах образовалась раса погремка, успевающая отцвести и дать семена до укоса, и другая раса, цветущая в конце лета, после укоса (см. рис. 159).



Рис. 177. Разнообразие бокоплавов в озере Байкал, возникших из одного предкового вида

Существует и другая аргументация в пользу симпатрического видообразования. Это примеры мощной дивергенции в озерах, где аллопатрическое видообразование практически невероятно. Например, на озере Ланао (Филиппины), возникшем 10 тыс. лет назад, из одного исходного вида рыб возникло 18 новых видов, относящихся к пяти родам. В озере Байкал за более длительный период (около 10 млн. лет) возникло множество эндемических видов беспозвоночных и рыб. Особенно показательно разнообразие бокоплавов — примерно 250 эндемичных видов, возникших, возможно, из одного предкового вида (рис. 177). Дивергенция в этом случае скорее всего протекала на основе экологической изоляции.

Существенно, что при богатейшем видовом составе фауна Байкала бедна по числу семейств. Это также указывает, что исходно в Байкал было занесено из окружающих водоемов немного видов. Таким образом, факты свидетельствуют о реальности симпатрического видообразования.

? 1. На каких механизмах основывается аллопатрическое видообразование? Какие примеры подтверждают его эффективность?

2. Приведите примеры аллопатрического видообразования. Насколько широко оно распространено в природе?

3. В каких случаях происходит симпатрическое видообразование. Какие механизмы приводят к нему?

4. Приведите примеры симпатрического видообразования. Что свидетельствует о реальном его существовании?

§ 66. Эволюционная роль видообразования

Популяционный и надвидовой уровни эволюционного процесса — Как возникают новые таксоны — Мозаичность организации новых видов — Появление эволюционных новшеств — Роль видов в эволюции

Популяционный и надвидовой уровни эволюционного процесса. Возможны два взгляда на эволюцию. Один из них — взгляд «снизу», т. е. рассмотрение видообразования как популяционного процесса. Предыдущие параграфы основаны на этом. Однако возможен и взгляд «сверху», когда рассматривают эволюцию какого-либо крупного таксона, например царства животных, насчитывающего миллионы видов. В этом случае такие небольшие события, как возникновение новых видов, уже неразличимы. В лучшем случае удается проследить возникновение семейств или отрядов. В прошлом и теперь неоднократно высказывалась мысль о том, что эволюция на уровне выше видового протекает по законам, отличным от тех, что характерны для популяционно-видового уровня.

Обычно указывают на две закономерности. Первая из них — скачкообразность (а не постепенность) эволюционного процесса, т. е. внезапное (в геологическом масштабе времени) появление новых таксонов, имеющих достаточно высокий ранг (семейства, отряды и более высокие). Пример — сравнительно быстрое возникновение классов птиц. Для рептилий, которые являются предками птиц, нехарактерны многие признаки птиц (перьевой покров, роговой клюв, крылья, развитое четырехкамерное сердце, теплокровность и многое другое). Возникает мысль о скачкообразном появлении птиц.

Другая закономерность, присущая эволюционирующим группам,— склонность к эволюции в определенном направлении, как бы в соответствии с изначальным планом. Примером может послужить эволюция конечности копытных от трехпалой к однопалой (рис. 178).

Эволюцию конечностей копытных исследовал известный русский эволюционист и палеонтолог В. О. Ковалевский. Общее впечатление от рассмотрения эволюции конечности копытных, хобота и бивней у предков слонов одно — предначертанность,



Рис. 178. Эволюция конечностей у лошадей:

первые три — конечности предков лошадей, *последняя* — современной лошади



Владимир Онуфриевич Ковалевский (1842—1883) — русский палеонтолог. Основные научные работы посвящены палеонтологической истории млекопитающих, в частности копытных. Положил начало эволюционной палеонтологии

заданность этого процесса внутренними свойствами. В действительности и скачкообразность, и направленность — скорее кажущиеся, чем реальные характеристики эволюции. Ч. Дарвин понимал это, когда предложил своим будущим читателям, сомневающимся в том, что геологическая летопись неполна, закрыть «Происхождение видов» и прекратить ее дальнейшее чтение. Следовательно, отталкиваясь от классических представлений, правомерно утверждение, что скачкообразность есть результат как быстрых преобразований, так и вымирания промежуточных форм.

Для объяснения направленной эволюции (в случае преобразования хобота, конечностей или других признаков) следует указать, что вымирание видов — столь же широкое явление, как появление новых видов. В ходе эволюции возникало множество разных форм, но многие из них вымирали, оставались лишь те, которые в наибольшей степени соответствовали длительным тенденциям развития условий обитания.

Как возникают новые таксоны. Законы эволюции на уровнях выше видового вытекают из принципов, работающих на популяционном и видовом уровнях. В то же время для эволюционных процессов, протекающих на огромных временных интервалах и охватывающих множество видов, могут быть обнаружены закономерности, неразличимые на популяционно-видовом уровне. Ключом к пониманию большинства эволюционных проблем являются популяционные процессы, происходящие на уровне популяций.

Что такое новые типы и как они возникают? Вернемся к дарвиновской схеме дивергенции. Рассматривая ее, убеждаемся в том, что каждый более высокий по рангу таксон происходит из более низкого, т. е соблюдается *иерархичность*. Это значит, что в принципе всегда можно обнаружить существующий или уже вымерший вид, который является предковым для данного рода, а он, в свою очередь, может быть родоначальником семейства и т. д. Выстраивая такую схему, мы в конечном счете приходим к утверждению, что каждый высший таксон изначально возникает из популяции или группы популяций. Если не рассматривать случаи возникновения видов путем гибридизации и сложные, еще не решенные вопросы классификации видов, родов и других таксонов, то следует признать верность такого утверждения, хотя и ограниченного в ряде случаев.

Возникает вопрос о том, что считать действительно новым типом. Э. Майр ответил на этот вопрос. Птицы — новый тип организации сравнительно с рептилиями. Пингви-

ны и альбатросы также, по-видимому, имеют принципиальные различия в организации. А нельзя ли тогда назвать типовыми многочисленные отличия в организации двух видов пингвинов — императорского, прекрасно адаптированного к суровым условиям Антарктики, и патагонского пингвина, живущего в резко отличающейся среде? Возможно, отличия между четко и слабо различающимися типами организации живых организмов имеют не качественный, а только количественный характер. Если так, то каждый вид можно рассматривать как зарождающийся род, каждый род — как зарождающееся новое семейство и т. д. Следовательно, возникновение каждого нового вида есть своеобразная эволюционная заявка на создание в будущем нового крупного таксона, который может развиться из вновь возникшего вида.

Заранее, конечно, невозможно предсказать, какой вид станет родоначальником принципиально новой эволюционной линии. Ясно только, что для вновь возникшего вида вероятность стать основателем отряда, класса или еще более крупного таксона крайне мала. Появление каждого нового вида по сути представляет собой оригинальное решение извечной задачи, стоящей перед живым,— нахождение эффективного способа приспособления к сложившимся условиям среды. И вид обладает всем необходимым для этого: замкнутой генетической системой, набором адаптаций и характерных экологических требований.

Мозаичность организации новых типов. Из предыдущего изложения ясно, что новый крупный таксон, например класс птиц, не мог возникнуть сразу, этому предшествовал длительный процесс. Причем существовала серия промежуточных видов, у которых темпы эволюции отдельных органов и структур резко отличались.

Развитие одних органов шло с большим опережением, другие развивались медленно. На примере ископаемого существа — археоптерикса видно, что по многим признакам (наличие зубов, несросшиеся позвонки хвоста, строение грудины, костей, морды) этот вид очень похож на рептилий, ставших предковой группой для птиц (рис. 179). В то же время у археоптерикса есть и признаки, типичные только для птиц: перья, вилочковая кость, большие глаза, крылья и т. д. Обнаруживается также немало промежуточных признаков. Таким образом, археоптерикс обладает значительной мозаичностью организации — новые, типичные для птиц свойства сочетаются с большим количеством черт организации рептилий. Проникновение в ходе видообразования в новую среду обитания сопровождается сильным давлением естественного отбора на некоторые признаки. Для предков птиц таким признаком было крыло и структуры, с ним прямо связанные. Соответствующий орган, структура или функция развиваются очень быстро, тогда как другие отстают. Таким образом, отмечается не взаимосвязанное и плавное образование всех элементов формирующегося нового типа организации, в данном случае птиц, а *мозаичная эволюция*, т. е. смешение примитивных (старых) и прогрессивных (новых) признаков.

Нередко можно указать, какая структура имела ключевое значение в эволюции и возникновении нового типа. У птиц это развитие перьев, поскольку наличие перьев — признак, отсутствующий в других классах животных, характерный для всех



Рис. 179. Археоптерикс — первоптица

без исключения видов птиц, независимо от их местообитания, размеров, способа питания, возможности летать и многих других черт. Следовательно, в эволюции любого крупного таксона можно обнаружить ключевые признаки, развивающиеся быстро, и признаки, которые эволюционируют медленно и встречаются у всех представителей нового таксона. Оценить принадлежность признаков к ключевым можно лишь после того, как новый таксон сформировался. Если бы развитие птиц в ходе эволюции не состоялось, то, обнаружив останки археоптерикса, ученые без колебаний отнесли бы этот вид к рептилиям.

Следовательно, любые таксоны, как высшие, так и менее значительные, не возникают сразу, а формируются постепенно в ходе эволюции, причем вероятность возникновения нового таксона тем меньше, чем он крупнее. Вид, таким образом, является исходной точкой эволюции любого нового таксона.

Появление эволюционных новшеств. Как возникают эволюционные новшества (например, перо птиц, глаз позвоночных, крыло бабочки, электрический орган у ската)? Как согласуется постепенность эволюционного процесса с требованием приспособленности на каждом эволюци-

онном шаге? Ведь крыло создает адаптивные преимущества тогда, когда оно уже способно обеспечить полет, а глаз тогда, когда он дает возможность для качественного зрения.

Большое значение в возникновении новых структур играет *интенсификация функций*. Ясно, что глаз не мог возникнуть как совершенный орган одномоментно. В начале расширения функции эпителиальных клеток возникли фоточувствительные клетки, затем на последующих этапах они образовали светочувствительные пятна, потом последовательно возникали: глазной бокал, хрусталик, мускулатура, радужная оболочка, веки и другие элементы глаза. На каждом шаге этого эволюционного процесса адаптивное значение органа, по-видимому, возрастало. Следовательно, росло давление естественного отбора в пользу носителей более совершенного органа. Этот процесс продолжался длительное время в ряду множества видообразовательных актов. Сравнивая самые начальные этапы процесса, отдельные разбросанные фоторецептивные клетки с совершенным глазом млекопитающих, способных различать мельчайшие предметы, видеть на большие расстояния, различать богатую цветовую гамму и автоматически следить за движением объектов, можно представить, какой длительный и сложный путь создания и шлифовки нового органа пройден.

Основой для будущей структуры или органа часто может послужить уже имеющиеся орган или структура, обладающие иными свойствами. При изменении условий существования главная функция может потерять свое значение, а какая-либо из второстепенных функций может приобрести значение главной, т. е. происходит *смена функций*. Эволюционная дифференцировка конечностей у рака — пример смены функций (рис. 180). Исходно главная функция конечностей была, вероятно, плавательная, а второстепенные функции — ходильная, хватательная и даже дыхательная. В процессе эволюции головные и передние грудные группы конечностей десятиногих раков стали хватательными и жевательными, задние грудные — ходиль-



Рис. 180. Дифференциация конечности у речного рака, связанная с разделением и сменой функции

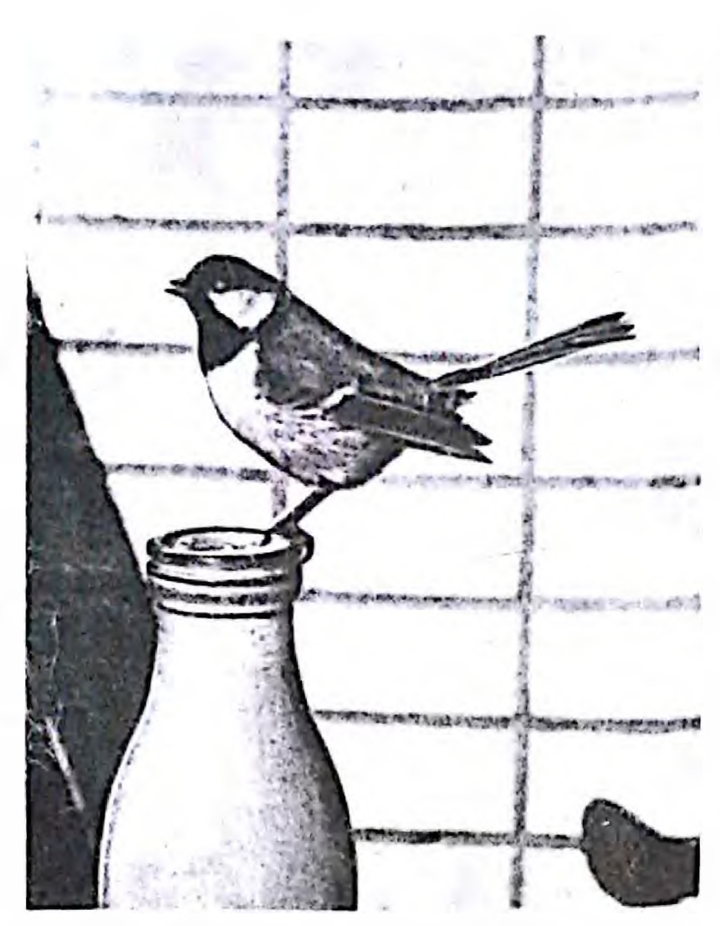


Рис. 181. Приспособление синиц к новому типу питания

ными, брюшные, оставшись плавательными, используются и для вынашивания икры.

Начиная с определенного уровня организации для животных большую роль приобретает изменение поведения как фактор освоения новых сред и обретение новых функций. Некоторые виды животных смогли так изменить свое поведение и биологию, что прочно освоили среду обитания человека (мыши, крысы, тараканы, клопы и т. д.), несмотря на его сопротивление. Примером изменения поведения у синиц стала способность откупоривать бутылки с молоком и выпивать верхний слой сливок (рис. 181). Это отмечалось в тех английских городах, где у молочников существуют традиции выставлять рано утром бутылки со свежим молоком на крыльце обслуживаемых домов. Питание молоком для птиц — новая перспектива эволюции! Эта адаптация возникла благодаря пластичности поведения синиц.

Роль видов в эволюции. Поскольку каждый вид обладает особым набором свойств, он уникален. Такой вид ранее никогда не существовал и не появится вновь. Неизвестно также, какой из видов окажется способным совершить прорыв в новую среду, стать основателем нового крупного таксона, а какой является тупиковым и по прошествии времени исчезнет.

Можно сказать, что и непрерывное видообразование представляет собой основу для последующего эволюционного прогресса. Вид, по образному выражению Э. Майра, подобен мутации. Так же как без мутационного процесса невозможно представить возникновение изменчивости и эволюцию популяции, так и без образования новых видов невозможно движение эволюции вперед. Следовательно, виды — реальные единицы эволюции, а видообразование — необходимый процесс создания новых генных комплексов, способных к освоению новых экологических сред. Без видообразования немыслимы разнообразие живой природы и ее прогресс.

?

1. Каковы особенности эволюционного процесса на уровне выше видового?

2. Выскажите свое представление о месте скачкообразности в эволюционном процессе.

3. Почему можно сказать, что в основе макроэволюционных изменений лежат известные нам микроэволюционные изменения?

4. Какими путями происходит эволюционное формирование крупных таксонов?

5. Почему можно считать, что каждый отдельный вид является эволюционным экспериментом, основой для создания больших таксономических групп?

§ 67. Основные направления эволюционного процесса

Онтогенез и филогенез — Прогресс и регресс в эволюции — Соотношение направлений эволюции

Онтогенез и филогенез. С понятием *онтогенез* мы уже знакомы. Оно отражает *развитие организмов от момента возникновения до самой смерти.* Кроме того, в биологической литературе часто употребляется понятие *филогенез*, введенное Э. Геккелем во второй половине XIX в. *Филогенез — это историческое развитие как в целом, так и в отдельных таксонах.* Поэтому, говоря об индивидуальном развитии организма, обычно используют термин «онтогенез», а говоря об историческом развитии — «филогенез».

Попытки установить соотношение между онто- и филогенезом предпринимались рядом ученых. Петербургский академик К. Бэр, а затем Ч. Дарвин внесли большой вклад в изучение сходства между зародышами животных, относящихся к одному типу. Несколько позднее Ф. Мюллер выполнил цикл исследований и пришел к важным выводам. Он утверждал, что изменения онтогенеза, лежащие в основе эволюционного процесса, могут носить двойственный характер. Они могут затрагивать начальные этапы развития, и тогда сходство



Эрнст Геккель (1834—1919) — немецкий естествоиспытатель, один из крупнейших биологов XIX в. На основе теории Ч. Дарвина создал материалистическое учение о закономерностях происхождения и эволюции живой природы. Сформулировал биогенетический закон, устанавливающий связи между онто- и филогенезом



Фриц Мюллер (1821—1897) — крупный немецкий зоолог, эволюционист. Внес значительный вклад в развитие дарвинизма. Выяснил закономерные связи между индивидуальным и историческим развитием животных, доказал, что развитие индивида отражает историческое развитие вида. Наряду с Э. Геккелем является автором биогенетического закона

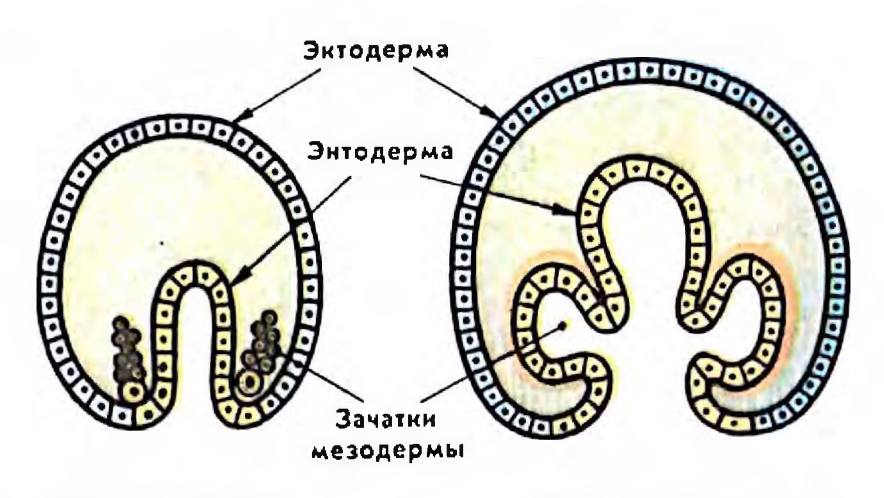


Рис. 182. Схема образования мезодермы у первичноротых и вторичноротых.

У первичноротых во время гаструляции на границе между энтодермой и эктодермой выселяются клетки, из которых и формируется третий зародышевый листок — мезодерма. У вторичноротых мезодерма появляется в виде карманоподобных выступов, которые отшнуровываются от кишечной трубки и дают начало мезодерме

ранних стадий эмбрионального развития в таксонах, где такие изменения произошли, утрачивается (например, в развитии насекомых и позвоночных, относящихся к двум разным группам животных: первичноротым и вторичноротым (рис. 182).

Эволюционная перестройка онтогенеза может быть связана и с изменением поздних стадий развития органов, что часто ведет к продлению и усложнению онтогенеза. При этом обнаруживается значительное сходство в протекании эмбриогенеза (рис. 183), которое утрачивается лишь к концу процесса. При изменении конечных стадий эмбриогенеза наблюдается как бы повторение стадий развития далеких предков. Позднее Э. Геккель дал четкую, но ограниченную формулировку этих соотношений, сформулировав так называемый *биогенетический закон: онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания)*. В формулировке Э. Геккеля речь идет только о таких эволюционных преобразованиях онтогенеза, когда изменяются конечные стадии. Важный вклад в критический анализ биогенетического закона внесли крупные отечественные эволюционисты А. Н. Северцов и И. И. Шмальгаузен.

Онтогенез — не только результат филогенеза, но и его основа. Онтогенез изменяется как вследствие добавления конечных стадий развития, так и путем радикального преобразования, начиная с самых ранних этапов. Преобразования эмбрионального развития имеют историю, связанную с эволюцией взрослого организма. Как указывал И. И. Шмальгаузен, «филогенез нельзя рассматривать как историю лишь взрослого организма и противополагать онтогенезу. Филогенез и есть исторический ряд известных (отобранных) онтогенезов».

Кроме изменений в онтогенезе, затрагивающих конечные, промежуточные или ранние его стадии, отмечаются еще две группы преобразований. Одна из них связана с формированием личиночных и зародышевых приспособлений. Они обычно не ока-

зывают никакого влияния на строение взрослого организма, но необходимы для успешного выживания. Большое разнообразие форм личинок у комаров при сравнительно высокой степени сходства взрослых насекомых — пример личиночных приспособлений (рис. 184).

Другая группа изменений — результат повышения автономности, т. е. возрастание независимости развития от влияния факторов среды. Например, развитие легких у амфибий обусловлено влиянием функции, т. е. переходом от строго водного образа жизни у головастиков, дышащих жабрами, к амфибиотическому (смешанному) у взрослых лягушек. Предотвращение выхода головастиков на сушу препятствует эффектив-

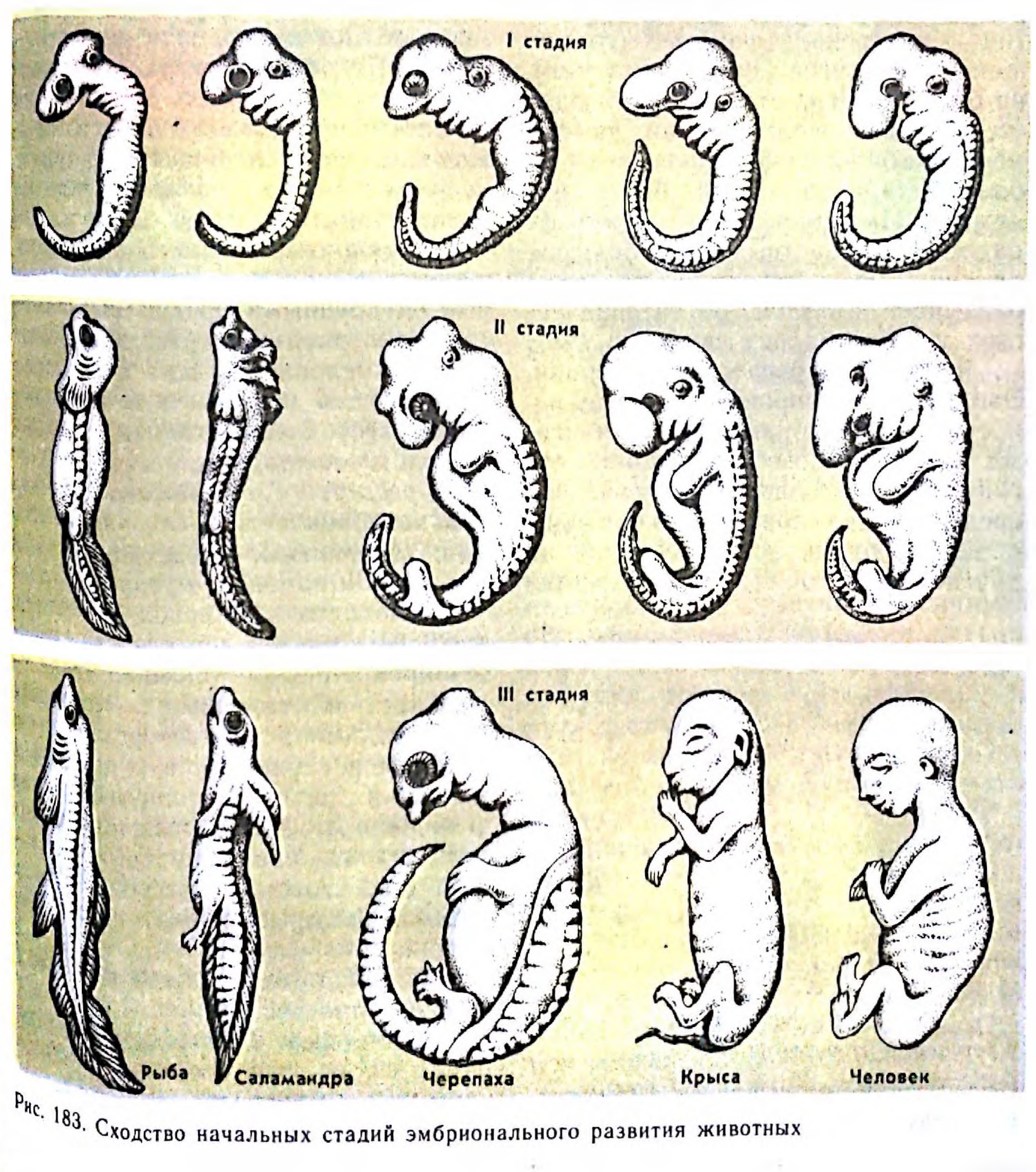


Рис. 183. Сходство начальных стадий эмбрионального развития животных

ному развитию легочной ткани. У рептилий такая связь между функционированием органа и его строением ослабевает, а у млекопитающих отсутствует полностью — новорожденные обладают полностью сформированными легкими.

Таким образом, в эволюционном развитии легких видна направленность — внешние факторы на ранних этапах исторического развития и внутренние факторы (гормональные и другие формы регуляции) на более поздних стадиях. Наблюдается также эволюционная замена менее стабильных факторов среды на более стабильные как более надежные. Именно поэтому для многих растений и животных столь большое влияние на жизненные процессы оказывает изменение фотопериодических условий (длина светового дня).

Прогресс и регресс в эволюции. Эволюционный процесс в целом непрерывно идет в направлении максимального приспособления живых организмов к условиям окружающей среды. Смена условий часто приводит к замене одних приспособлений на другие. Однако это же относится к приспособлениям широкого характера, дающим организмам преимущества в различных условиях среды. Таково, например, значение легких как универсального органа газообмена для наземных позвоночных или цветка как совершенного органа размножения у покрытосеменных растений. Таким образом, *биологический прогресс* может осуществляться благодаря как частным, так и общим приспособлениям организма. Под биологическим прогрессом следует понимать *возрастание приспособленности организма к окружающей среде, ведущей к увеличению численности и более широкому распространению вида.*

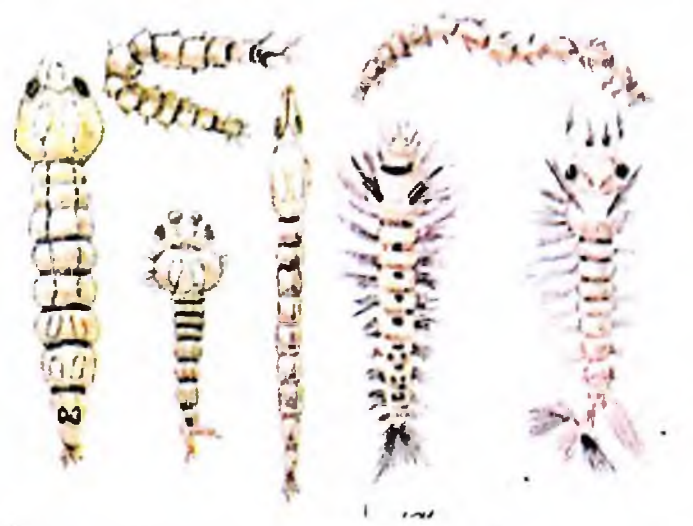


Рис. 184. Дивергенции личиночных форм у комаров в процессе их эволюции.

Пример приспособления личинок к специфическим условиям их существования

Эволюционные изменения, происходящие с некоторыми видами и более крупными таксонами (семействами, отрядами), при резких колебаниях условий среды не всегда оказываются полезными и не ведут к прогрессу. В таких случаях говорят о биологическом регрессе. *Биологический регресс — это снижение уровня приспособленности к условиям обитания, уменьшение численности вида и площади видового ареала.*

Необходимо, однако, отметить, что увеличение численности вида и широкое распространение вовсе не обязательно связаны с крупными изменениями в уровне организации. Например, серая крыса за последние столетия резко расширила ареал и численность ее возросла, но никаких существенных эволюционных изменений для этого не потребовалось — должна была измениться среда обитания.

Каковы пути достижения биологического прогресса?

Ароморфоз. Вопросы о возможных путях достижения биологического прогресса разработал А. Н. Северцов. Один из главных

таких путей, по Северцову,— *ароморфоз (арогенез)*, или *морфофизиологический прогресс, т. е. возникновение в ходе эволюции адаптаций, которые существенно повышают уровень организации живых организмов.* Ароморфозы — естественный результат эволюционных процессов. Они открывают большие возможности для освоения видами новых, прежде недоступных сред обитания. Ароморфозы возникают не одномоментно, при появлении они практически не отличимы от обычных адаптаций. Лишь по мере их эволюционной «шлифовки» естественным отбором, согласования с многочисленными признаками организма и широкого распространения у многих видов они становятся ароморфозами. Например, появление легочного дыхания у древних обитателей пресных водоемов не изменило кардинально образа их жизни, уровня организации и т. д. Однако в результате возникновения этой адаптации появилась возможность для освоения суши — обширной среды обитания. Эта возможность была активно использована в последующей эволюции, появились многие тысячи видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, заполнивших разнообразные ниши обитания. Поэтому обретение позвоночных легких — крупный ароморфоз, приведший к повышению уровня организации многих видов.

Возникают и менее крупные ароморфозы. В эволюции млекопитающих их было несколько: появление шерстного покрова, живорождение, вскармливание детенышей молоком, приобретение постоянной температуры тела, прогрессивное развитие мозга и др. Высокий уровень организации млекопитающих, достигнутый благодаря перечисленным ароморфным изменениям, позволил им освоить новые среды обитания и привел в итоге к появлению высших приматов и человека.



Алексей Николаевич Северцов (1866—1936) — отечественный ученый. Исследования посвящены эволюционной морфологии, проблемам онтогенеза, установлению закономерностей эволюционного процесса. Установил основные направления биологического прогресса: ароморфоз, идиоадаптацию, общую дегенерацию

Формирование ароморфозов — длительный процесс, происходящий на основе наследственной изменчивости, естественного отбора и других факторов эволюции. Морфофизиологический прогресс — магистральный путь эволюции органического мира. В развитии каждой крупной таксономической группы можно обнаружить ароморфозы.

Идиоадаптация (аллогенез). Кроме такого крупного преобразования, как ароморфоз, в ходе эволюции отдельных групп возникает большое количество мелких приспособлений к определенным условиям среды. Такие приспособления А. Н. Северцов назвал *идиоадаптациями.*

Идиоадаптации — это *приспособления организмов живого мира к*

окружающей среде, открывающие перед ними возможность прогрессивного развития без принципиальной перестройки биологической организации. Пример идиоадаптации — разнообразие форм у насекомоядных млекопитающих (рис. 185), разные виды которых, имея исходный уровень организации, смогли, однако, приобрести свойства, позволившие им занять разные места обитания в природе.

Общая дегенерация (катагенез). В ряде эволюционных ситуаций, когда окружающая среда стабильна, наблюдается явление общей *дегенерации*, т. е. *резкого упрощения организации, связанного с исчезновением целых систем органов и функций.* Очень часто общая дегенерация наблюдается при переходе видов к паразитическому образу существования. У крабов известен паразит саккулина, имеющая вид мешка, набитого половыми продуктами, и обладающая как бы корневой системой, пронизывающей тело хозяина. Эволюция этого организма такова. Родоначальная форма принадлежала к усоногим ракам и прикреплялась не

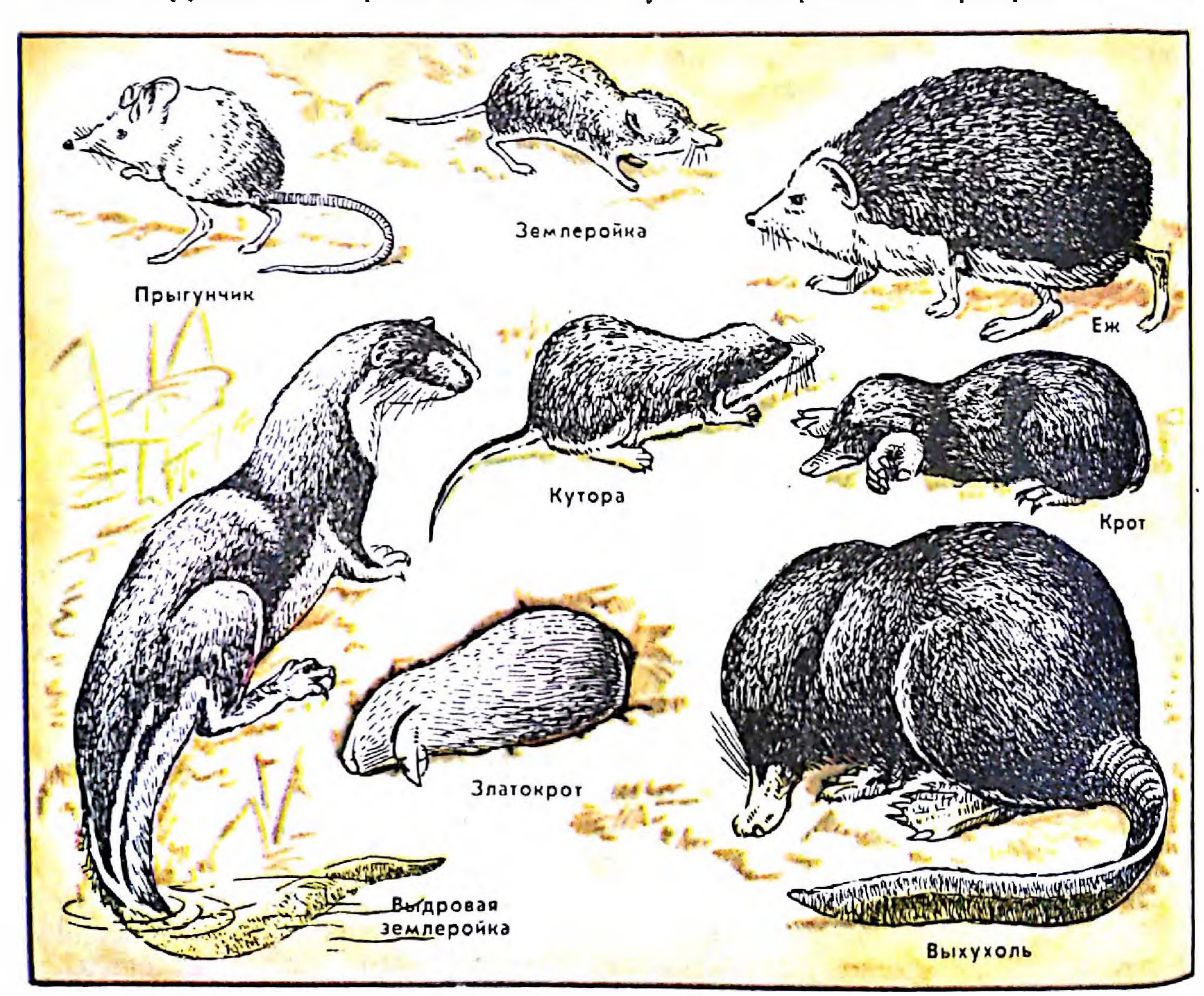


Рис. 185. Разнообразие форм у насекомоядных млекопитающих — пример идиоадаптации:

1 — прыгунчик; *2* — землеройка; *3* — еж; *4* — кутора; *5* — выдровая землеройка; *6* — крот; *7* — златокрот; *8* — выхухоль

к подводным камням, а к крабам и постепенно перешла к паразитическому способу существования, утратив во взрослом состоянии почти все органы (рис. 186). Несмотря на то, что общая дегенерация приводит к значительному упрощению организации, виды, идущие по этому пути, могут увеличивать численность и ареал, т. е. двигаться по пути биологического прогресса.

Соотношение направлений эволюции. Пути эволюции органического мира либо сочетаются друг с другом, либо сменяют друг друга, причем ароморфозы происходят значительно реже идиоадаптаций. Но именно ароморфозы определяют новые этапы в развитии органического мира. Возникнув путем ароморфоза, новые, высшие по организации группы организмов занимают другую среду обитания. Далее эволюция идет по пути идиоадаптации, иногда и дегенерации, которая обеспечивает организмам обживание новой для них среды обитания (рис. 187).

Итак, перечислим общие черты эволюционного процесса.

— *Прежде всего это возникновение целесообразности организмов, т. е. их соответствие условиям обитания и способность меняться по мере изменения этих условий.*

— *Другая важнейшая характеристика эволюционного процесса — видообразование, т. е. постоянное возникновение новых видов. За время эволюции на Земле существовали десятки, а возможно, и сотни миллионов видов живых организмов.*

И наконец, третье неотъемлемое свойство эволюционного процесса — постоянное усложнение живых организмов от примитивных до клеточных форм, вплоть до человека.

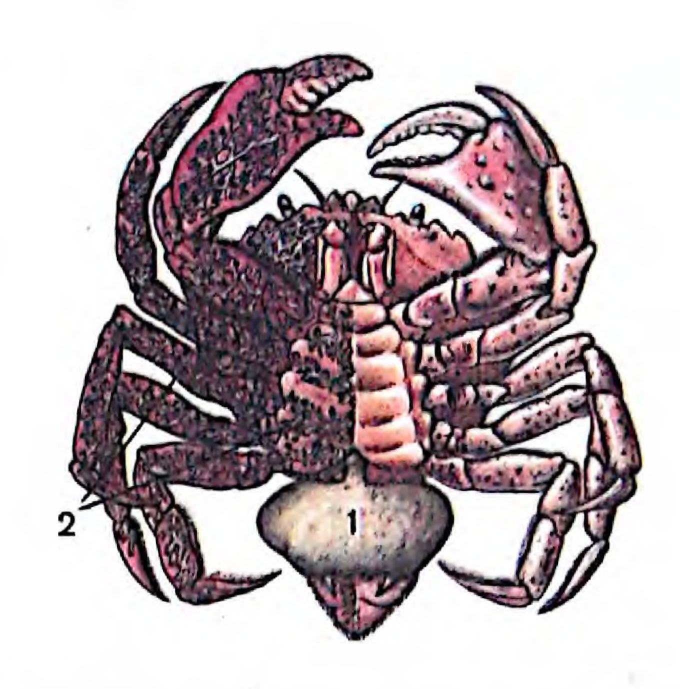


Рис. 186. Саккулина — корнеголовый, паразитирующий на крабе рак (половина туловища краба вскрыта):

2 — саккулина, прикрепленная к нижней стороне краба; 1 — ее корневидные отростки, пронизывающие все тело хозяина

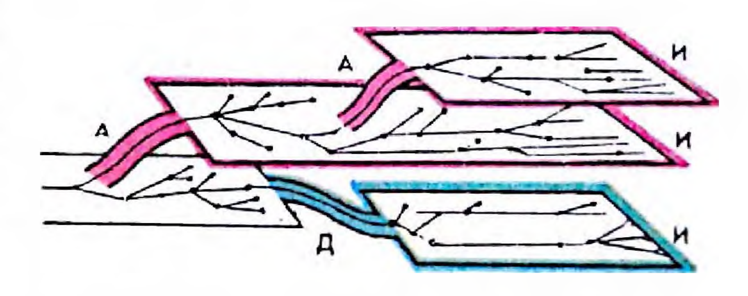


Рис. 187. Схема главных направлений биологического процесса:

А — ароморфозы — подъем на более высокие уровни; И — идиоадаптации — отклонения на каждом из уровней; Д — дегенерация как переход на нижеследующий уровень

?

1. Что может дать сравнительное изучение онтогенеза у разных видов для понимания процесса эволюции?

2. Приведите примеры видов, движущихся по пути биологического прогресса.

3. Какими путями достигается биологический прогресс — всегда ли за счет морфофизиологического прогресса?

4. Какова эволюционная зависимость ароморфозов и идиоадаптаций?

§ 68. Некоторые правила и закономерности эволюционного процесса

Дивергенция — Конвергенция — Рудименты и атавизмы — Правила необратимости эволюции — Моно- и полифилия

Исключительная сложность, продолжительность, недоступность непосредственному наблюдению и экспериментированию значительно затрудняют изучение общих закономерностей эволюционного процесса. Часто трудно указать на конкретные механизмы, обеспечивающие протекание тех или иных эволюционных процессов. Между тем понимание и классификация таких явлений очень важны. К их числу следует отнести появление сходных по функции органов у отдаленных групп организмов либо появление многочисленных и больших различий у родственных видов. Эти явления отчетливо проявляются на *макроэволюционном уровне.*

Дивергенция. Это понятие вам уже знакомо (см. § 64). Однако термин «дивергенция» используется также для описания различий в строении гомологичных органов и функ-

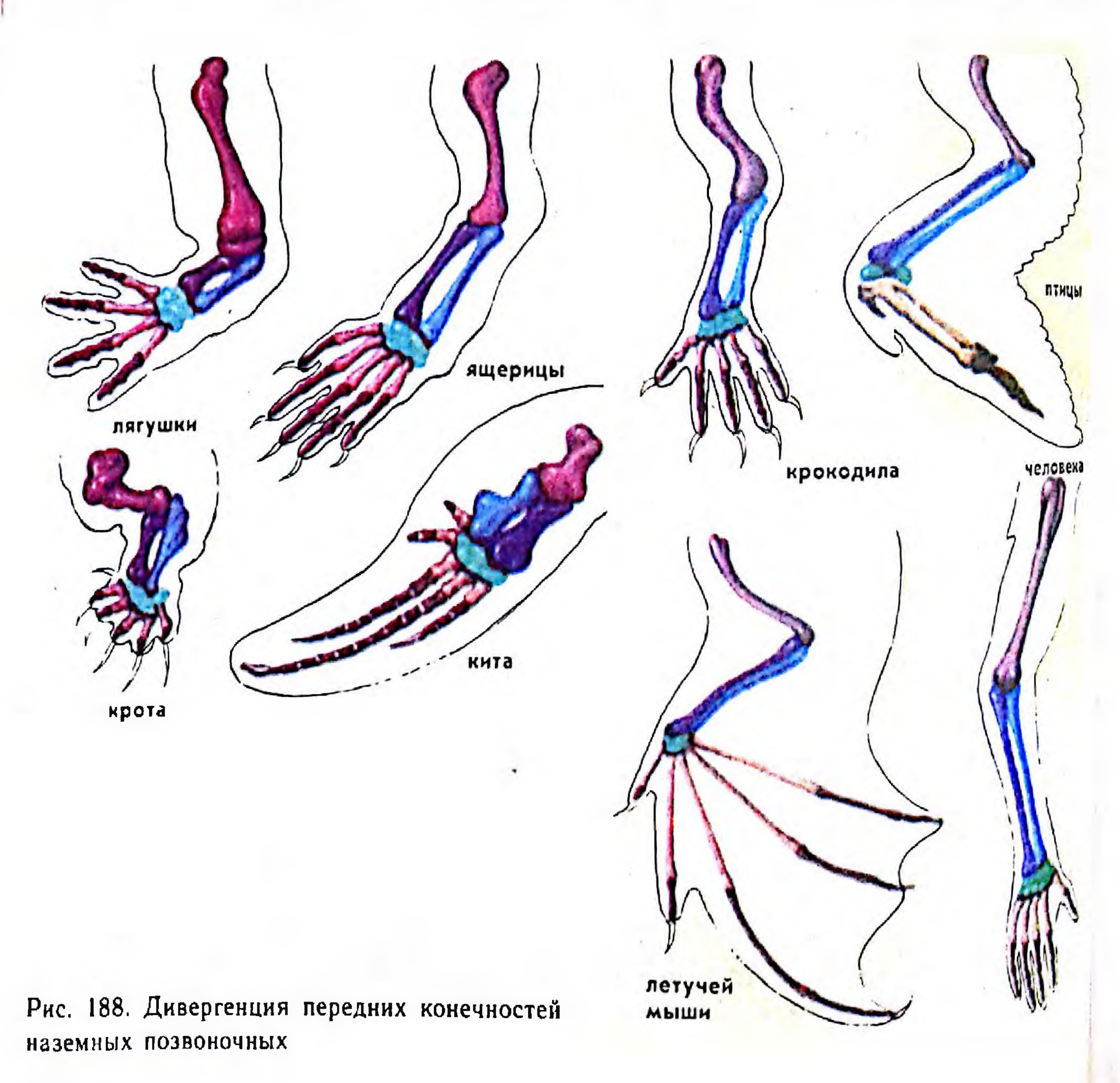


Рис. 188. Дивергенция передних конечностей наземных позвоночных

ций. *Гомологичными называют структуры, имеющие общее происхождение.* Правильно говорить о дивергенции передних конечностей у позвоночных (рис. 188), поскольку они развиваются в онтогенезе из сходных эмбриональных зачатков и в конечном счете могут детерминироваться гомологичными группами генов. Гомология конечностей у позвоночных столь выражена, что сходные элементы прослеживаются спустя сотни миллионов лет после начала дивергенции. Однако бессмысленно говорить о дивергенции органов движения кишечнополостных, членистоногих и хордовых, поскольку у этих групп животных гомология органов движения отсутствует и они развиваются из различных эмбриональных элементов.

Конвергенция — явление в некотором смысле противоположное дивергенции. О *конвергенции* говорят в тех случаях, когда обнаруживается *высокая степень сходства в строении и функционировании какого-либо органа,* имеющего у сравниваемых групп живых организмов совершенно разное происхождение. Например, имеет смысл говорить о конвергенции крыла бабочки и летучей мыши. Они имеют общие черты в строении и функционировании, но формируются в ходе эмбрионального развития из совершенно разных клеточных элементов, т. е. это органы *аналогичные.* Они не имеют филогенетической общности.

Сходство в строении глаза у млекопитающих и головоногих молюсков — другой пример конвергенции (рис. 189). В конвергентную эволюцию обычно вовлекаются только отдельные органы или функции, находящиеся под мощным давлением естественного отбора, имеющего сходное направление. У моллюсков

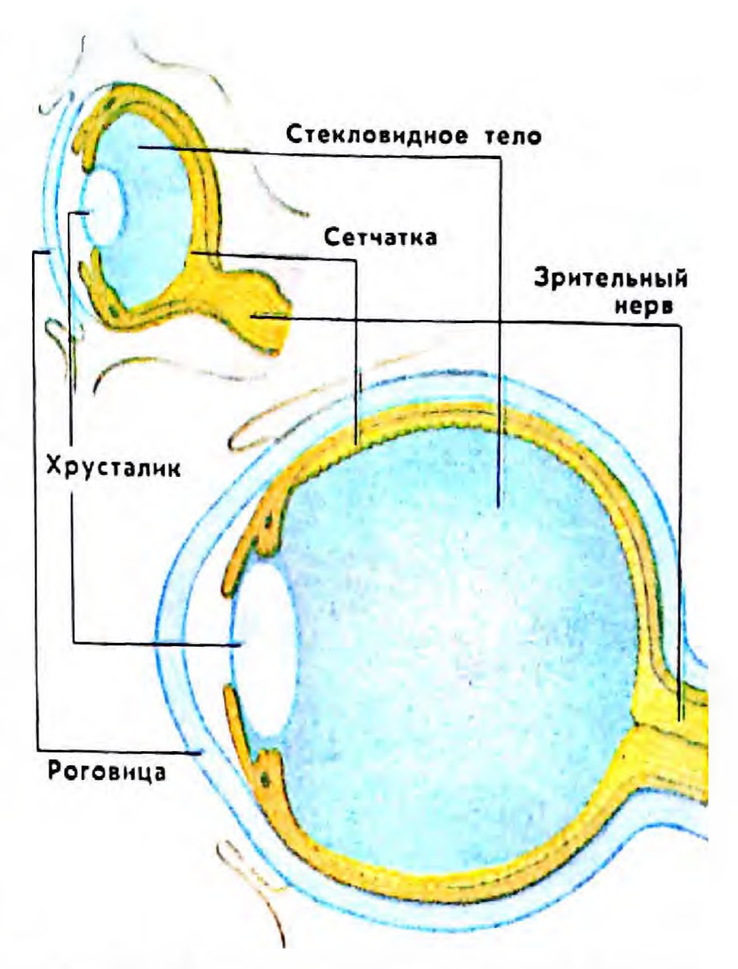


Рис. 189. Сходство в строении глаза у млекопитающих и головоногих моллюсков (пример конвергенции)

и млекопитающих, например, трудно указать на иные органы, имеющие какое-нибудь сходство.

Параллелизм. Итак, дивергенция — это формирование различий у гомологичных органов, а конвергенция — это появление сходства у аналогичных органов. *Параллелизм — конвергенция на основе гомологичных органов.* В качестве примера параллелизма можно указать на большое сходство строения тела у акулы, ихтиозавра (вымершей рептилии) и дельфина (рис. 190). Осевой скелет этих животных развивался на основе гомологичных зачатков позвоночного столба. Следовательно, *параллелизм — это такое эволюционное явление, когда сходство организмов, относящихся к разным таксонам, основано на гомологичных*

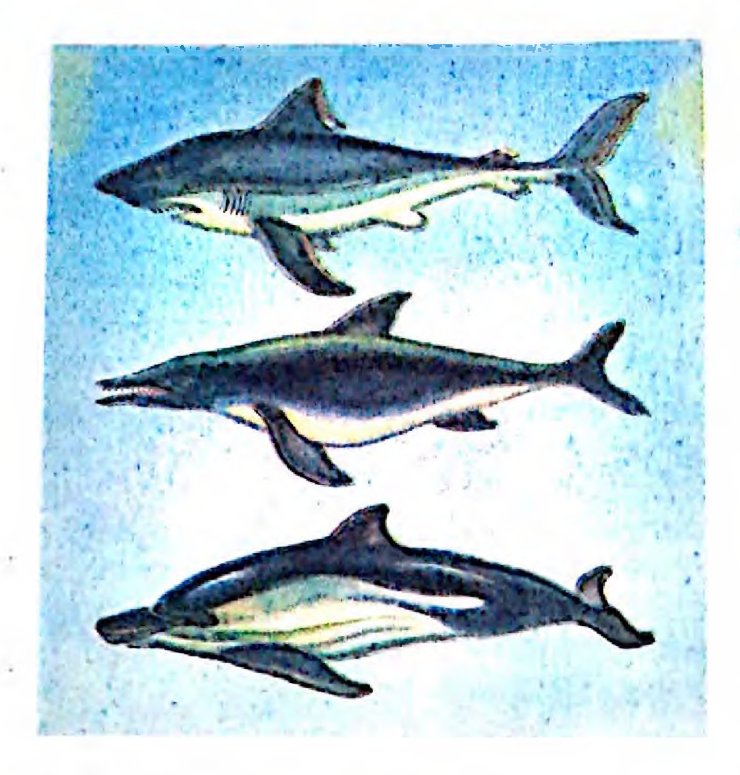


Рис. 190. Пример параллелизма формы тела и плавников у быстроплавающих животных.

Сверху вниз — акула, ихтиозавр, дельфин



Рис. 191. Недоразвитие глаз у постоянных личиночных форм некоторых саламандр — пример рудиментации органа.

Вверху — техасская слепая саламандра; *внизу* — протей американский

структурах (и в конечном счете на гомологичных генах), достигается в эволюции неоднократно. Причина параллелизма — одинаковая направленность естественного отбора. В приведенном выше примере параллелизма сходство условий среды обитания и близкие требования естественного отбора привели к возникновению форм животных с близкими гидродинамическими характеристиками.

Рудименты и атавизмы представляют собой два близких проявления одного эволюционного явления — сужения и полной утраты функции какого-либо органа или структуры. Классический пример рудиментарных органов — резко выраженное недоразвитие глаз у подземных животных. У пищерного протея глаза малы и скрыты под кожей. Это результат остановки развития на ранних стадиях формирования глаза в эмбриогенезе (рис. 191). Полагают, что утрата функционального значения органа или структуры — главная причина его рудиментации. Понятно, что в результате резко снижается эффективность естественного отбора данного признака, наблюдается уменьшение его размеров (рис. 192), возрастание изменчивости. Итог этого процесса — практически полное исчезновение структуры и редкая встречаемость у организмов данного вида.

Рудиментация признака часто есть результат изменений в регуляции определенных генов, а не в их утрате. У всех наземных позвоночных, так же как и у рыб, обнаруживается закладка жаберных дуг, хотя эти образования не имеют функционального значения у взрослых организмов. Известно много других фактов: закладка в эмбриогенезе зубов у беззубых китов, недоразвитие крыльев у новозеландской нелетающей птицы киви и т. д.

Наличие атавизмов также хорошо

подкрепляет представление о том, что у далеких предков эти признаки присутствовали, а у современных потомков сохранились генетические системы, способные в редких случаях к их реактивации. Одной из причин появления атавизмов может быть снятие репрессорного действия иных генетических систем на ту, которая определяет развитие признака. Особенности генотипа организма, влияние эмбриональных условий и внешней среды могут, по-видимому, приводить к появлению атавизмов. К числу атавизмов относят появление трехпалости у современных лошадей, развитие дополнительных млечных желез, хвоста и волосяного покрова на всем теле человека (рис. 193).

Правило необратимости эволюции. Ранее мы отмечали, что, за исключением однояйцевых близнецов и партеногенетических потомков, все организмы генетически уникальны и вероятность появления в точности одинаковых, точно таких же организмов практически исключена. Это утверждение еще в большей степени применимо к видам. Ведь каждый вид состоит не только из уникальных особей, но и из отличающихся друг от друга популяций и представляет собой уникальный эволюционный объект. Невозможно зайти в одну и ту же реку дважды, поскольку вода в ней все время меняется. Невероятно предположение, что в ходе эволюции может более одного раза возникать генетическая, репродуктивная и экологическая система, идентичная ранее существовавшей. Таким образом, в основе необратимости эволюции лежат вероятностные процессы.

Из утверждения о необратимости эволюции возможны два вывода. Первый состоит в том, что *конвергенция, насколько бы полной она ни казалась, в действительности охватывает только некоторые признаки.* Второй вывод: *каждый вид не только уникален, но и неповторим. Следовательно, вымирание вида — это невосполнимая потеря.*

Моно- и полифилия. *Группа близких видов, возникшая только вследствие дивергенции,* называется *монофилетической,* т. е. *происходящей из одного источника, от одного предкового вида.* Вся дарвиновская концепция эволюции по сути монофилетична, в отличие, скажем, от представлений Ж.-Б. Ламарка, полагавшего, что каждый вид в отдельности — результат независимого эволюционного развития от исходных форм жизни. Ч. Дарвин утверждал, что близкие виды связаны узами родства и происходят от общего

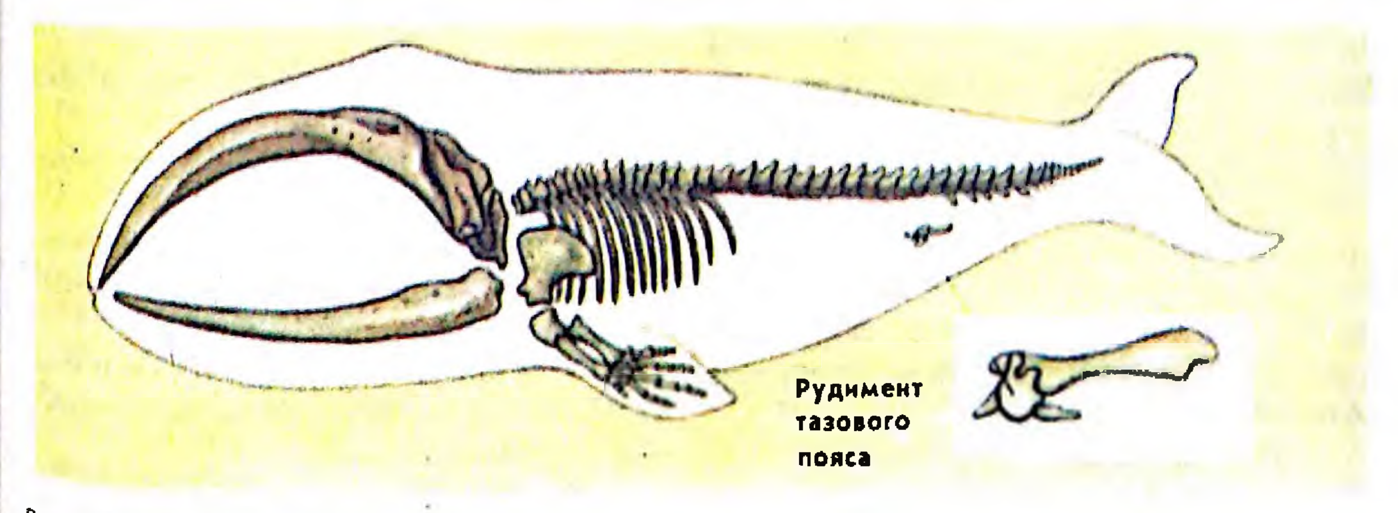


Рис. 192. Пример рудимента у китов

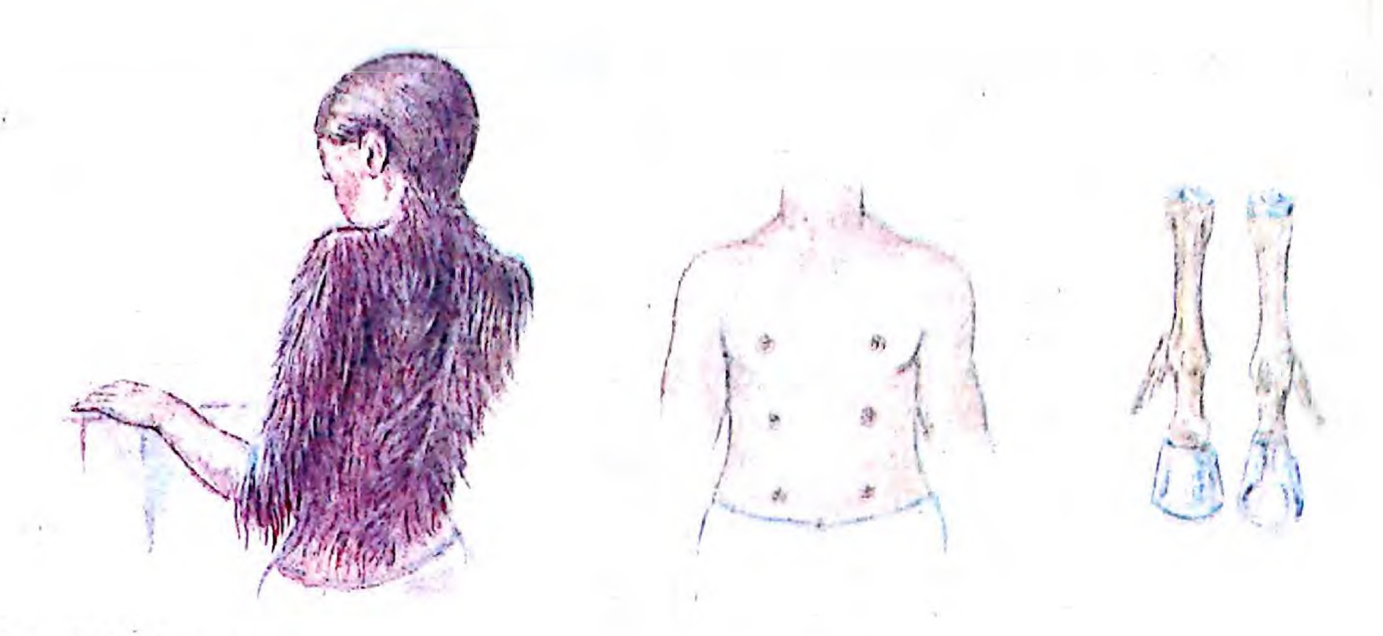


Рис. 193. Атавизмы:

развитие волосяного покрова; многососковость у человека; появление трехпалости у лошади

предка. Эта идея приводит к выводу, что все виды млекопитающих, покрытосеменных и другие крупные и мелкие таксоны имеют предковый вид.

Однако многочисленные факты, подтверждая общую монофилетическую основу эволюционного процесса, свидетельствуют о *полифилии*. Широко обсуждается возможность полифилии во многих таксонах животных, растений, грибов и других организмов. Теперь более или менее ясно, что в чистом виде идея монофилии приложима далеко не всегда, особенно на уровне семейства и выше. Многие семейства, отряды, классы возникли не из одного предкового вида, а из нескольких близкородственных. Например, прорыв с уровня рептилий к уровню млекопитающих происходил, по-видимому, несколько раз. Однако этот прорыв осуществлялся на основе близких видов, следовательно, подобных генетических систем, обладающих достаточно высокой степенью гомологии.

Таким образом, правомерно говорить о полифилетическом происхождении таксонов лишь в тех случаях, когда исходные группы происходят из видов, не состоящих в близком родстве. Например, если бы одна ветвь млекопитающих произошла от рептилий, а другая от амфибий, то можно было бы считать, что млекопитающие действительно имеют полифилетическое происхождение. Но это не соответствует действительности. Все приведенные рассуждения позволяют сделать вывод, что в эволюции преобладает дивергенция. Однако далеко не все таксоны имеют строго монофилетический характер, поэтому понятия «монофилия» и «полифилия» следует использовать, понимая их относительность.

?

1. Какие эволюционные явления лежат в основе процесса дивергенции?

2. Какова роль процесса дивергенции в эволюции органических форм?

3. О чем может сказать конвергентное сходство ряда органических форм? Приведите примеры конвергенции.

4. В чем причина появления рудиментов и атавизмов и почему они служат доказательствами процесса эволюции?

5. Какие доказательства необратимости эволюции можно привести?

§ 69. Принципы молекулярной эволюции

Некоторые закономерности изменений генома в эволюции — Возникновение новых генов — Значение точковых мутаций в эволюции генов и белков — «Молекулярные часы эволюции» — Нейтральная эволюция.

Некоторые закономерности изменений генома в эволюции. Основа всех эволюционных процессов — изменение структуры и функционирования генома. Как вы знаете, геном представляет собой очень сложное образование, состоящее из многих разнообразных компонентов. В геном входят уникальные гены, встречающиеся в геноме один или несколько раз (например, глобиновые гены), гены, повторенные десятки и сотни раз (гены т-РНК), разнообразные нуклеотидные последовательности, повторенные от десятков до многих тысяч раз, и, наконец, короткие повторяющиеся последовательности, которые встречаются в геноме в сотнях тысяч и даже миллионах копий. Виды в пределах крупных таксонов, например классов и даже типов, имеют значительное сходство по составу уникальных генов. Некоторые медленно меняющиеся гены у человека и бактерий обладают достаточной степенью гомологии, т. е. молекулярного сходства, что является аргументом в пользу их эволюционного родства.

Повторенные последовательности ведут себя иначе. Часто даже близкородственные виды разительно отличаются как по спектру, так и по кратности повторов. Для многих изученных видов описаны свойственные только им повторенные последовательности. Однако в большинстве случаев виды консервативны по строению повторов, и отличия сводятся к различному количеству копий, неодинаково распределенных у близких видов (рис. 194).

Рассматривая эволюцию генома в целом, необходимо отметить, что переход от бактерий к наиболее высокоорганизованным растениям и животным сопровождался увеличением размера генома в тысячи раз. Однако в пределах классов и даже

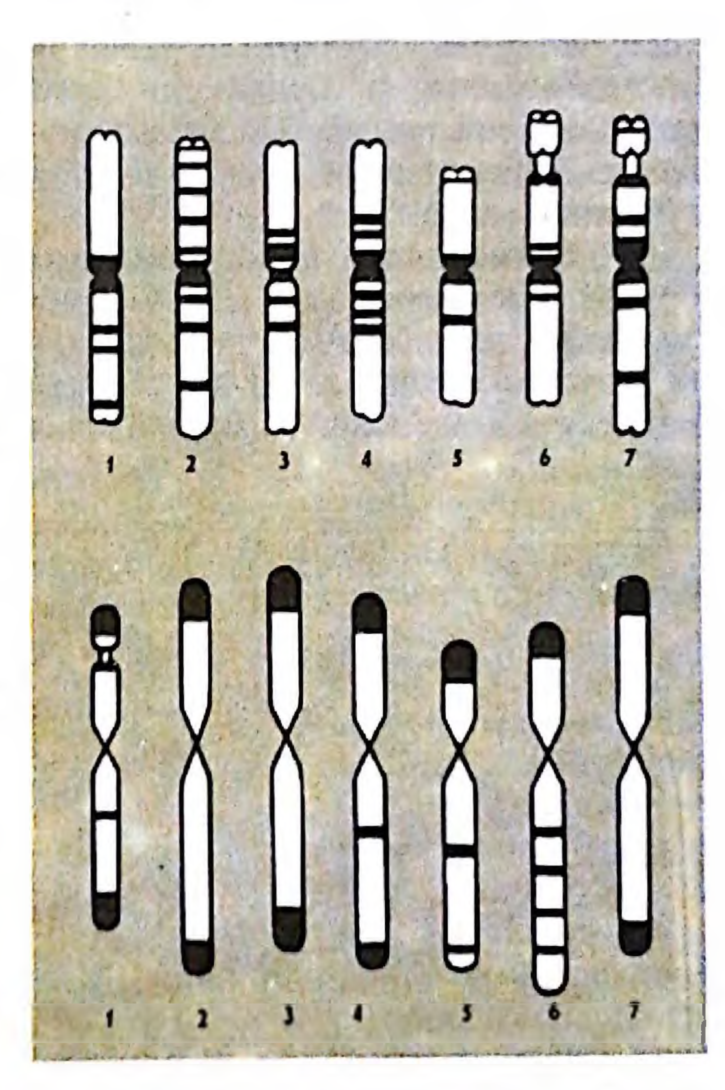


Рис. 194. Различия в хромосомной локализации высокоповторяющейся ДНК у разных видов семейства злаковых:
вверху — последовательности повторяющейся ДНК концентрируются в прицентромерных участках хромосом ячменя; *внизу* — последовательности повторяющейся ДНК локализуются в теломерных районах хромосом ржи. Цифры обозначают хромосомы разных видов злаков

типов животных и растений не удается обнаружить зависимость между количеством ДНК в клетке и эволюционной продвинутостью форм.

Возникновение новых генов. Новые гены возникают не на пустом месте, а как результат преобразования уже существующих. Первым и, по-видимому, обязательным этапом возникновения нового гена является дупликация гена-предшественника. Часто случается так, что дуплицированный ген находится на хромосоме недалеко от предкового. Благодаря последовательной дупликации на определенном участке хромосомы может скопиться целое семейство родственных генов.

На примере эволюции глобиновых белков, составляющих основу гемоглобина — основного переносчика кислорода у многих животных, можно видеть главные этапы возникновения новых генов. Первая дупликация предкового гена глобина, произошедшая в эволюции позвоночных, возникла около 500 млн. лет назад у предков рыб. Их последующая дивергенция, связанная с накоплением различных мутаций в каждом гене, и воздействия естественного отбора привели к появлению двух отличающихся глобиновых генов, кодирующих α- и β-цепи молекулы гемоглобина (см. рис. 7). Позднее α- и β-глобиновые гены оказались расположенными на негомологичных хромосомах и возникли два кластера (семейства) генов.

Семейство β-глобиновых генов, возникшее как результат дупликации исходного гена, включает у разных видов млекопитающих неодинаковое число генов (рис. 195). В составе β-кластера выделяют δ-, γ- и ε-гены, функционирующие на разных

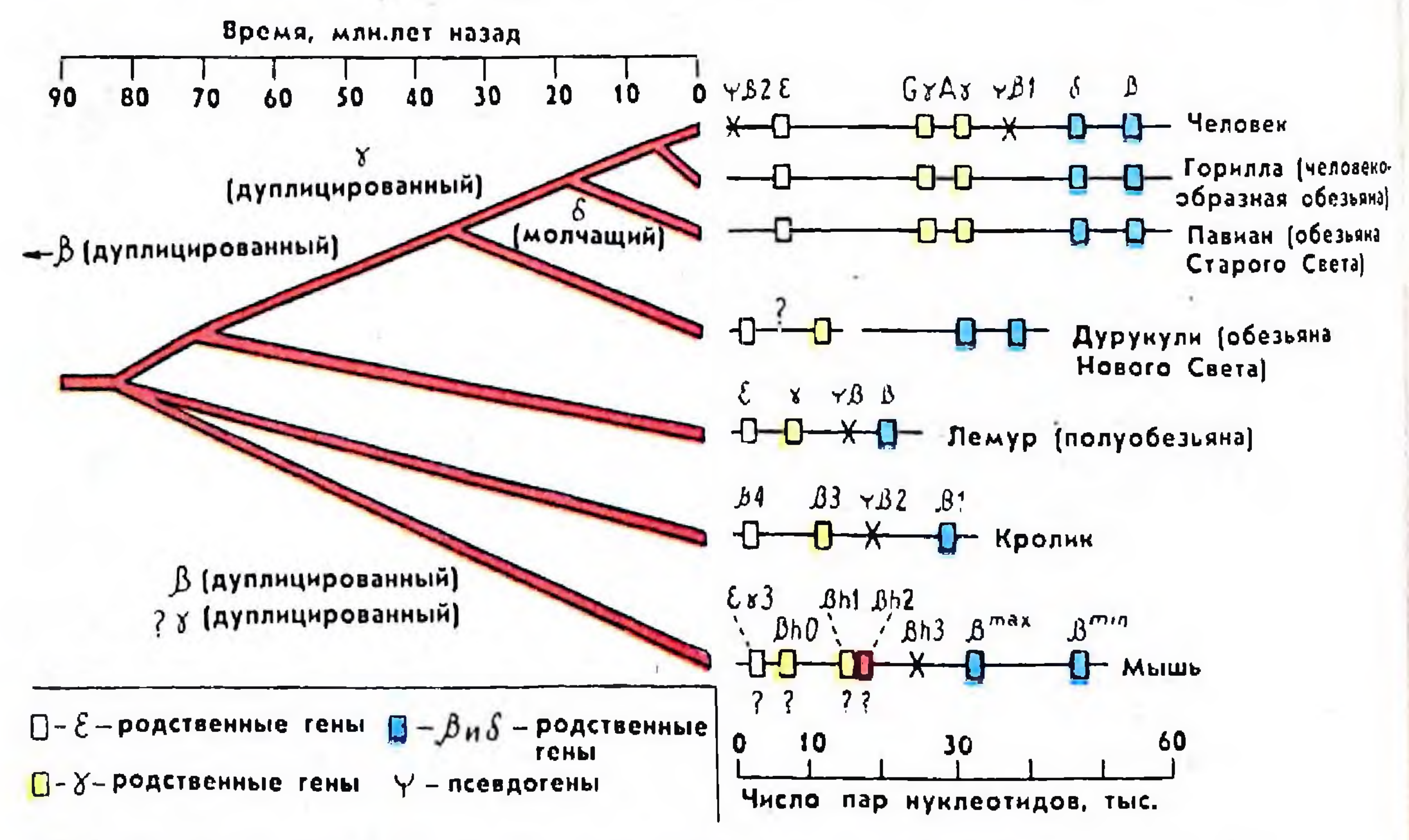


Рис. 195. Эволюция кластера генов β-глобинов у млекопитающих за 90 млн. лет.

Слева показана схема дивергенции видов, которая сопровождалась возникновением разнообразных кластеров β-глобиновых генов; *справа* представлена структура кластеров. (Размеры кластеров определяются в тысячах нуклеотидных пар.)

этапах онтогенеза млекопитающих. У человека имеется пять активных генов, общая длина β-кластера составляет 45 тыс. пар нуклеотидов. Из них только 8% ДНК составляют экзоны, которые используются для кодирования глобиновой и-РНК, еще около 8% составляют интроны β-глобиновых генов. Роль остальных 84% ДНК, входящей в β-кластер, находящийся между генами, пока неясна. Однако высокое сходство этих последовательностей у человека, гориллы и павиана, имевших общего предка, говорит о ее важности и строгом контроле естественным отбором ее постоянства.

Кроме уникальных генов, представленных одной или несколькими копиями, встречаются не только нормально функционирующие, но и «испорченные» копии генов — так называемые *псевдогены*. Псевдогены, как полагают, представляют собой неудачные попытки создания новых копий генов. В β-глобиновом кластере обнаружено два псевдогена. В тех случаях, когда дивергенция дуплицированных генов протекает интенсивно и сопровождается изменением основных свойств кодируемой молекулы белка, может возникнуть ген, обладающий совершенно новыми свойствами. Например, при резком изменении структуры реакционного центра молекулы фермента может развиться новая каталитическая активность.

Значение точковых мутаций в эволюции генов и белков. Мутационный процесс во всех нуклеотидных последовательностях протекает со сходными параметрами, что, конечно, не исключает существования высоко- и низкомутабильных последовательностей. В среднем вероятность возникновения мутации на нуклеотид — величина достаточно близкая для большинства последовательностей ДНК и широкого круга биологических видов. Однако вероятность выживания различных мутаций очень сильно зависит от генетического смысла данной нуклеотидной последовательности и положения нуклеотида в кодоне. Мутация, произошедшая в интроне какого-либо повторенного генетического элемента или в межгенной ДНК, как правило, не оказывает никакого влияния на свойства мутантного организма, либо это влияние едва уловимо. Напротив, мутация в участке уникального гена, кодирующего активный центр жизненно важного белка — глобина или цитохрома, может иметь очень сильное последствие, вплоть до гибели носителя.

Важно также, какой нуклеотид в триплете оказывается измененным в результате мутации. Известно, что триплет **УУУ** кодирует аминокислоту фенилаланин. Замена третьего нуклеотида в этом триплете на цитозин — **УУЦ** не меняет значения кодона, а мутационное изменение его же на аденин или гуанин — **УУА** и **УУГ** приводит к резкому изменению значения кодона — лейцин. Появление лейцина на месте финилаланина может очень существенно изменить свойства молекулы. Таким образом, точковые мутации, будучи проявлением случайного процесса, реализуются в разных позициях и совершенно не одинаково оцениваются естественным отбором.

Обсуждая роль мутаций в эволюции генов, важно отметить разницу между понятиями «возникновение мутаций», т. е. появление одного мутанта, и «мутационная замена нуклеотида» в определенной последовательности, по которой отличаются два вида. Первое понятие отражает начало процесса — возникновение



Карл Лайнус Полинг (р. 1901) — американский биофизик и биохимик. Известен фундаментальными трудами по изучению строения сложных молекул, главным образом белков. Сформулировал теорию вторичной структуры белка и открыл α-спираль. Лауреат Нобелевской премии мира

мутации, второе — конец процесса — фиксацию мутации у всех особей. Эти этапы разделены обычно тысячами и даже миллионами поколений.

Установлено, что мутационные замены, приводящие к меньшим нарушениям структуры и функции молекулы (белка, РНК или ДНК), т. е. консервативные замены, в ходе эволюции осуществляются чаще тех, которые вызывают более существенное нарушение. Наиболее быстро фиксируются нейтральные замены, т. е. замены, не имеющие какого-либо влияния на функцию. Пример — сравнение скоростей фиксации замен в сходных участках генов и родственных им псевдогенов. Гены работают, их активность оценивается в процессе естественного отбора. Псевдогены «молчат», и любые замены не отражаются на жизнеспособности их носителей. Скорость фиксации замен у псевдогенов в десятки раз выше. Возникает вопрос: каков механизм фиксации нейтральных мутаций? Ясно, что естественный отбор в подобной ситуации не имеет существенного вклада. Японский генетик М. Кимура показал, что решающее значение в фиксации нейтральных мутаций у видов имеют процессы генетического дрейфа (см. § 58).

«Молекулярные часы эволюции». Американские исследователи Э. Цуккеркандль и Л. Полинг, изучая закономерности молекулярной эволюции, пришли к выводу, что скорость эволюции любого конкретного белка приблизительно постоянна и одинакова в разных филогенетических линиях при условии неизменности третичной структуры и функции этого белка. Говоря об эволюции белка, мы подразумеваем и эволюцию соответствующего гена. Скорость эволюции белка обычно выражается в числе аминокислотных замен в год на данную позицию в белке; скорость эволюции гена измеряется числом нуклеотидных замен в год на данную позицию. Скорость эволюции различных белков и генов может сильно отличаться. Некоторые белки вируса гриппа эволюционируют в сотни и тысячи раз быстрее, чем гемоглобины или цитохромы. Именно благодаря этому обстоятельству к вирусу гриппа не формируется прочный иммунитет.

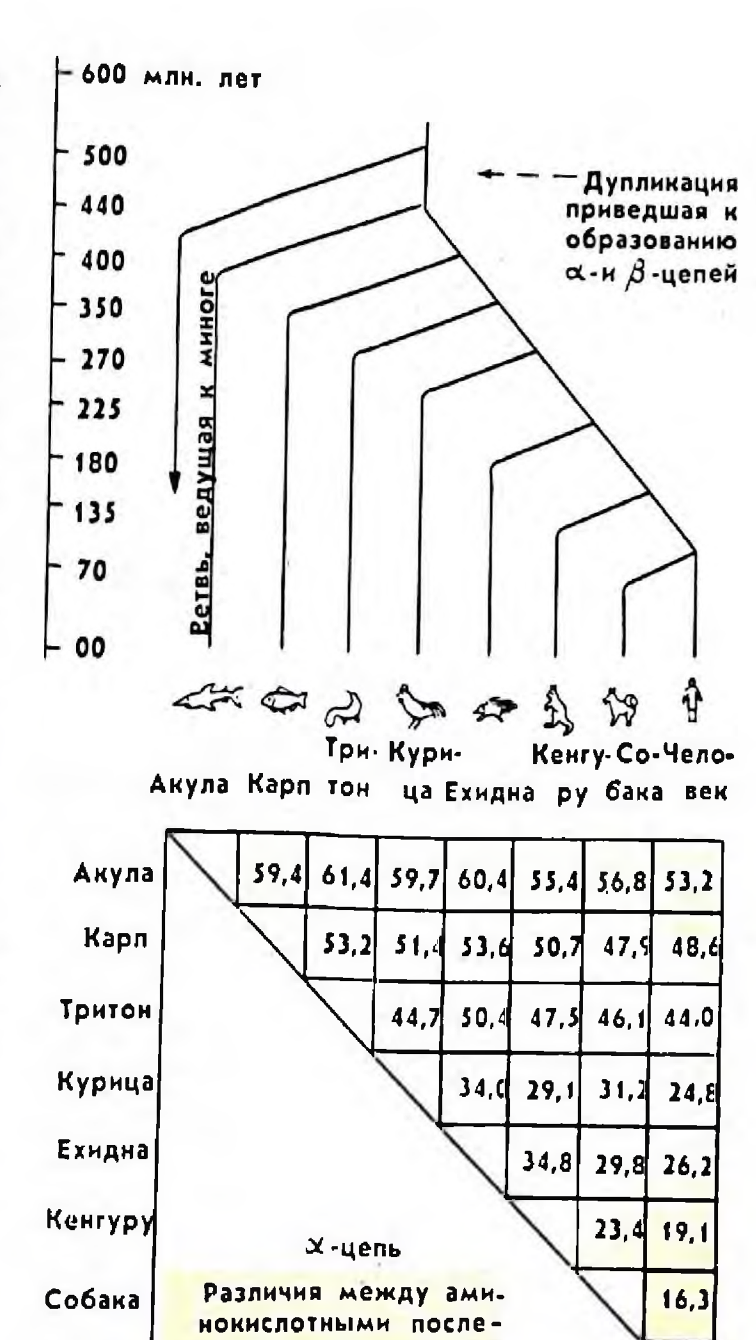
Используя факт постоянства скорости замен в конкретном белке, можно вычислить абсолютное время существования того или иного вида, установить момент дивергенции видов, родов и более крупных таксонов (рис. 196).

Построив древо эволюции α-глобиновых молекул, можно оценить время дивергенции видов, т. е. мо-

мент, когда два ныне живущих вида имели общего предка (точнее, когда их предки имели одинаковые α-глобины). Общий предок карпа и человека существовал около 400 млн. лет назад, а собаки и человека — 70 млн. лет назад. Точность этих оценок можно проверить, построив подобное дерево для тех же видов, но для другого белка. Как правило, достигается вполне удовлетворительное соответствие между результатами.

Нейтральная эволюция. Изучение эволюционных закономерностей на молекулярном уровне дало убедительные подтверждения справедливости дарвиновских принципов. Было обнаружено, что мутации функционально важных генов и особенно их частей, кодирующих активные центры белковых молекул, подвержены жесткому действию естественного отбора. Все такие мутации, снижающие активность гена или белка, бракуются. Далее были выявлены многочисленные случаи, когда, несмотря на значительные отличия аминокислотного состава, третичная структура сравниваемого белка у разных видов оказывалась очень близкой, а функциональная активность сходной. Эти факты свидетельствуют о том, что мутации не случайно подбираются вместе, а благодаря действию естественного отбора.

В то же время накопилось много фактов, указывающих на существование процесса нейтральной эволюции на молекулярном уровне. Возникла концепция нейтральной эволюции, в соответствии с которой значительная часть генных мутаций не влияет на приспособленность организмов. Распространение нейтральных мутаций в популяциях и их фиксация происходят в результате дрейфа генов.



	Акула	Карп	Тритон	Курица	Ехидна	Кенгуру	Собака	Человек
Акула		59,4	61,4	59,7	60,4	55,4	56,8	53,2
Карп			53,2	51,4	53,6	50,7	47,9	48,6
Тритон				44,7	50,4	47,5	46,1	44,0
Курица					34,0	29,1	31,2	24,8
Ехидна						34,8	29,8	26,2
Кенгуру							23,4	19,1
Собака								16,3
Человек								

Рис. 196. Различия между аминокислотными последовательностями α-цепей гемоглобинов восьми видов позвоночных и схема филогенетических отношений. *Внизу* — филогенетическое древо α- и β-цепей гемоглобинов. Время появления α- и β-цепей в результате дивергенции (440 млн. назад) отмечено стрелкой (*вверху*). Последовательная дивергенция видов привела к разнообразию α-цепей гемоглобинов позвоночных

Таким образом, установленные к настоящему времени основные механизмы молекулярной эволюции не только не подвергают сомнению

классические представления о ведущей роли естественного отбора в эволюции на организменном уровне, но и дают доказательства его справедливости на молекулярном уровне. В то же время обнаружены факты и сформулирована идея нейтральной эволюции, расширяющая наши представления об эволюционном развитии живой природы.

? 1. С чем связана множественность повторения некоторых генов в геноме?

2. Как формируется геном в процессе эволюции?

3. От чего зависит эволюционная значимость мутаций?

4. От чего зависит скорость эволюции белков?

5. В чем сущность положений теории нейтральной эволюции?

Глава XII. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

§ 70. Сущность жизни. Представления о возникновении жизни на Земле

Определение живого — Опыты Ф. Реди — Опыты Л. Пастера — Теория абиогенеза.

Определение живого. На протяжении всей истории цивилизованное человечество задавалось вопросом о сущности и происхождении жизни. В практической деятельности мы без труда отличаем живое от неживого, однако попытки дать строгое определение живого наталкиваются на ряд трудностей. Характеризуя живое не через какой-либо один признак, а через их совокупность, мы обнаруживаем такие объекты, которые, обладая некоторыми признаками, свойственными живым телам, не обладают другими, очень важными признаками живого.

Известно несколько десятков определений жизни. Приведем современное определение, данное отечественным ученым М. В. Волькенштейном: «Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые, саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот». Это определение не исключает возможности, что на других планетах во Вселенной может существовать жизнь, отличающаяся от земной. Открытая система — это система, постоянно обменивающаяся веществом и энергией с окружающей средой. Высокая степень упорядоченности открытой системы достигается увеличением энтропии вне ее. Саморегуляция и самовоспроизведение этой системы базируются на свойствах входящих в ее состав белков и нуклеиновых кислот.

Как возникла жизнь на Земле?

До середины XVII в. сама возможность самозарождения живых существ из неживой материи не подвергалась сомнению. Спор между мистическими учениями средневековья и развивающимся материализмом был лишь о трактовке этого явления — рассматривать ли самозарождение как проявление «духовного начала» или как естественный процесс образования живых организмов.

Опыты Ф. Реди. Поворотным пунктом явились опыты итальянского врача Франческо Реди, опубли-

ковавшего свои наблюдения в 1661 г. Он поместил кусочки мяса в несколько глубоких сосудов. Часть из них он оставил открытыми, а часть прикрыл кисеей. Через несколько дней в открытых сосудах мясо кишело личинками мух, тогда как в прикрытых сосудах их не было. Следовательно, личинки появились из яиц, отложенных мухами, а не зарождались из мяса, как было принято считать.

Лишь постепенно после этих убедительных опытов была осознана невозможность непосредственного возникновения высокоорганизованных существ из неживой материи: червей из грязи, лягушек из ила, мышей из старого тряпья, светлячков из утренней росы. Сама же идея первичного самозарождения не исчезла, а получила в XVIII в. дальнейшее развитие по отношению к открытым к тому времени микроорганизмам. Наблюдения показывают, что в плотно закрытой колбе с сенным настоем или мясным бульоном через некоторое время обнаруживаются микроорганизмы. Но стоило прокипятить бульон в течение часа и запаять горлышко, как в колбе ничего не возникало. Виталисты (от лат. vita — жизнь) заявляли, что длительное кипячение убивает «жизненную силу», которая не может проникнуть в запаянную колбу и «вдохнуть жизнь» в мертвый бульон.

Опыты Л. Пастера. В 1859 г. французская Академия наук учредила премию тому, кто раз и навсегда покончит со спорами о возможности или невозможности самозарождения. Эту премию в 1862 г. получил знаменитый французский химик и микробиолог Луи Пастер. Он кипятил в колбе с s-образным горлышком питательную среду, в которой могли развиваться микроорганизмы. Открытое горлышко не меша-



Луи Пастер (1822—1895) — французский микробиолог. Исследовал процессы брожения и гниения; доказал невозможность самозарождения микроорганизмов; разработал способ обеззараживания пищевых продуктов; выделил возбудителя сибирской язвы; заложил научные основы виноделия, пивоварения и других отраслей пищевой промышленности

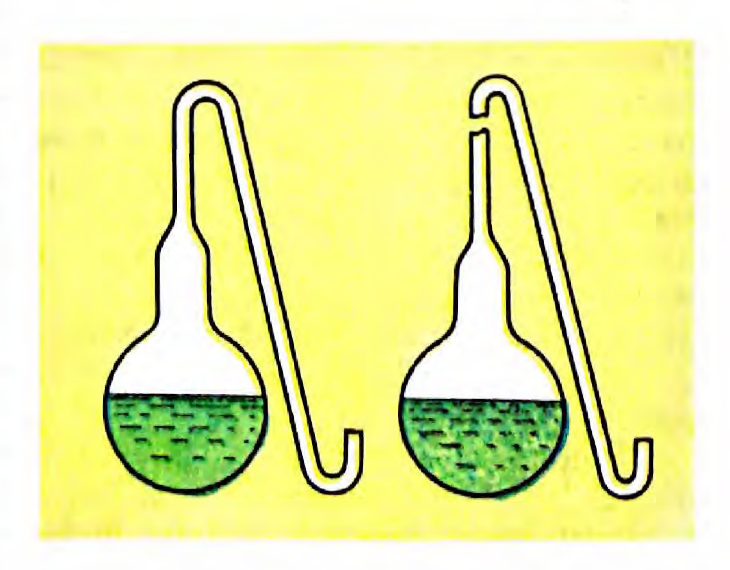


Рис. 197. Схема опыта Пастера в колбах с *S*-образным горлом:

в колбе с *S*-образным горлом питательная среда после кипячения долго остается стерильной; если удалить *S*-образное горло, то в среде быстро развиваются микроорганизмы



Александр Иванович Опарин (1894—1980) — отечественный биохимик. Высказал гипотезу абиогенного происхождения органических веществ; сформулировал естественнонаучную теорию происхождения жизни на Земле. Основоположник эволюционной биохимии



Джон Холдейн (1892—1964) — английский биохимик, генетик и физиолог. Автор гипотезы о «первичном бульоне», один из основоположников популяционной генетики. Разрабатывал математическую теорию отбора (количественная оценка интенсивности отбора, определение частоты мутаций у человека)

ло доступу в колбу мифической «жизненной силе», однако благодаря изгибам горлышка споры микроорганизмов оседали в нем и не могли проникнуть в питательную среду. Раствор в колбе долгое время оставался стерильным. Лишь когда горлышко сломали, хлынувшие внутрь микробы вызвали помутнение раствора (рис. 197). Своим гениально простым экспериментом Л. Пастер нанес сокрушительный удар витализму и поддержал теорию *биогенеза*, согласно которой все живое происходит только от живого.

Теория абиогенеза. Трудно пришлось сторонникам *абиогенеза*, считавшим возможным происхождение живого из неживого, так как авторитет Пастера был использован для утверждения невозможности перехода косной материи к живым существам. Это привело часть ученых к мысли об «акте первичного творения» жизни на Земле, а часть — к представлению о вечно существующих «семенах жизни», переносимых с планеты на планету метеоритами. Такая теория получила название «теории панспермии».

Допустив идею, что жизнь существует на других планетах, трудно представить ее перенос на Землю без повреждения. Во время путешествия живой организм должен подвергаться действию радиации, чрезвычайно низкой температуры космоса и, наконец, сгореть в верхних слоях атмосферы. Но если бы даже он попал на Землю и дал начало жизни на нашей планете, вопрос об изначальном возникновении жизни оставался бы без ответа.

Плодотворной оказалась гипотеза советского биохимика А. И. Опарина. Суть ее в том, что появлению жизни на Земле обязательно должно было предшествовать абиогенное образование органических соединений. Высказанная в

1924 г. гипотеза завоевала многочисленных сторонников. В 1928 г. английский биолог Дж. Холдейн, независимо от А. И. Опарина пришедший к сходным выводам, высказал предположение, что источником энергии для образования органических соединений на Земле служило ультрафиолетовое излучение Солнца. Аминокислоты, сахара и другие соединения накапливались в первичных океанах до тех пор, пока не приобретали консистенцию «теплого разжиженного бульона». Именно в таком «первичном бульоне», вероятно, и возникла жизнь.

Современная теория возникновения жизни на Земле, называемая *теорией биопоэза*, была сформулирована в 1947 г. английским ученым Дж. Берналом. Он выделил три стадии биопоэза: 1) абиогенное возникновение биологических мономеров; 2) образование биологических полимеров; 3) формирование мембранных структур и первичных организмов (пробионтов). Эти стадии мы с вами изучим в следующих параграфах.



Джон Бернал (1901—1971) — английский ученый и общественный деятель. Выполнил важнейшие работы по рентгеноструктурному анализу белков

? 1. Как была побеждена теория самозарождения организмов?

2. Что вы думаете о теории занесения «семян жизни» на нашу планету из космоса?

3. Какие современные гипотезы о возникновении жизни на Земле вам известны?

§ 71. Образование биологических мономеров, биологических полимеров и систем с обратной связью

Атмосфера древней Земли — Абиогенный синтез органических соединений — Образование и эволюция биополимеров — Роль РНК и ДНК в образовании систем с обратной связью

Атмосфера древней Земли. По данным космологии — науки о происхождении небесных тел, 4500 млн. лет назад Земля представляла собой сферу, состоящую по большей части из оксидов, карбонатов и карбидов металлов, а также газов, вырывавшихся из недр благодаря активной вулканической деятельности. Гравитационные силы привели к уплотнению коры, при этом выделялось огромное количество тепла. Повышению температуры также способствовали распад радиоактивных соединений и поток ультрафиолетового излучения Солнца. Вода находилась в состоянии пара. Высоко над землей в холодном пространстве водяной пар конденсировался, обра-

зуя тучи, а затем в виде дождя выпадал на раскаленные камни. Вода вновь испарялась и пар возвращался в атмосферу. Испарение и конденсация повторялись много раз и приводили к сильным ливням, сопровождавшимся непрерывными молниями. Образовывались неглубокие водоемы, наполняемые дождями. Горячие лавовые потоки и вулканический пепел, попадая в них, создавали разнообразные быстро меняющиеся условия, в которых могли протекать реакции синтеза органических соединений. Чрезвычайно важно понимать, что свободного кислорода в это время на Земле не было. Он соединялся с такими элементами, как железо, алюминий, кремний, образуя множество минералов в земной коре. Входил он также в состав воды и таких газов, как оксид углерода (II) и оксид углерода (IV). Если бы свободный кислород присутствовал на Земле в добиотический период, то, с одной стороны, он окислял бы синтезирующиеся органические вещества, а с другой, образуя озоновый слой в верхних слоях атмосферы, поглощал бы высокоэнергетическое ультрафиолетовое излучение Солнца.

Наличие свободного кислорода сегодня в земной атмосфере — результат фотосинтетической деятельности зеленых растений. Слой озона, существующий ныне, защищает Землю от смертоносного излучения Солнца. В рассматриваемый нами период возникновения жизни, длившийся примерно 1000 млн. лет, ультрафиолет был основным источником энергии для синтеза органических веществ. Они могли образовываться лишь из тех неорганических соединений, которые в изобилии присутствовали в атмосфере древней Земли. При избытке водорода идет образование метана и аммиака:

$$CO + 3H_2 \rightarrow CH_4 + H_2O$$

Оксид углерода (II) — Водород — Метан — Вода

$$N_2 + 3H_2 \rightarrow 2NH_3$$

Азот — Водород — Аммиак

Абиогенный синтез органических соединений. В 1953 г. американские исследователи Миллер и Юри провели эксперимент, в котором имитировали условия, существовавшие на Земле 4000 млн. лет назад. Правда, вместо ультрафиолетового излучения Солнца они давали искровой разряд. В специальный воздухонепроницаемый аппарат через систему труб подавалась смесь газов CH_4, NH_3 и H_2 (рис. 198). Кипящая вода служила источником водяного пара, а с помощью холодильника поддерживалась циркуляция газовой смеси через сосуд, в котором создавался электрический разряд. После непрерывного пропускания искры в течение нескольких дней при напряжении 60 тыс. В (что по количеству энергии эквивалентно периоду в 50 млн. лет на примитивной Земле) в водной фазе образовались различные органические соединения. Среди них были обнаружены биологические мономеры: мочевина, молочная кислота, несколько разных аминокислот. Аналогичный опыт еще в 1912 г. поставил Ж. Лёб. Однако в то время еще не были разработаны методы обнаружения микроколичеств органических веществ, и он смог среди продуктов реакции выявить лишь одну аминокислоту — глицин, поэтому о его работе забыли.

Искровые разряды в газовых смесях представляют лишь один из видов энергии, бывших на древней Земле, к другим относятся ультра-

фиолетовое и радиационное излучения, тепло, ударные волны. Были поставлены многочисленные эксперименты с использованием этих видов энергии и различных смесей первичных газов. При нагревании в закрытых сосудах газовых смесей до высоких температур (600—900 °С) в присутствии руд различных металлов в качестве катализаторов образовывались не только аминокислоты, но и некоторые сахара, жирные кислоты и азотистые основания. При воздействии на смесь газов ультрафиолета и γ-излучения синтезировались рибоза и дезоксирибоза. Во всех экспериментах были получены сходные результаты, подтверждающие теорию абиогенного происхождения органических биологических молекул. При этом выяснилось, что из смеси газов O_2, H_2, N_2, NH_3, CH_4, CO и CO_2 сначала образуются реакционноспособные промежуточные соединения, такие, как цианистый водород (HCN), формальдегид (HCHO), муравьиная кислота (HCOOH) и др. Затем в результате химической эволюции эти соединения образуют биологические мономеры. На этом заканчивается первый этап биопоэза.

Образование и эволюция биополимеров. Какова же дальнейшая судьба образовавшихся органических соединений? Часть из них разрушилась под действием тех же видов энергии, что необходимы были при их синтезе. Такие летучие соединения, как формальдегид и цианистый водород, ушли в атмосферу и лишь частично растворились в водоемах. Жирные кислоты, соединившись со спиртами, могли образовывать липидные пленки на поверхности водоемов, в которых были растворены азотистые основания, сахара и аминокислоты. Необходимо представлять, что в различных частях нашей планеты были различные условия и источники энергии. Поэтому и состав органических веществ, и их концентрация в разных первобытных водоемах были различны. Скорее всего дальнейшая химическая эволюция органических соединений, приводящая к их усложнению и образованию полимерных молекул, проходила при редчайшем сочетании «счастливых» обстоятельств.

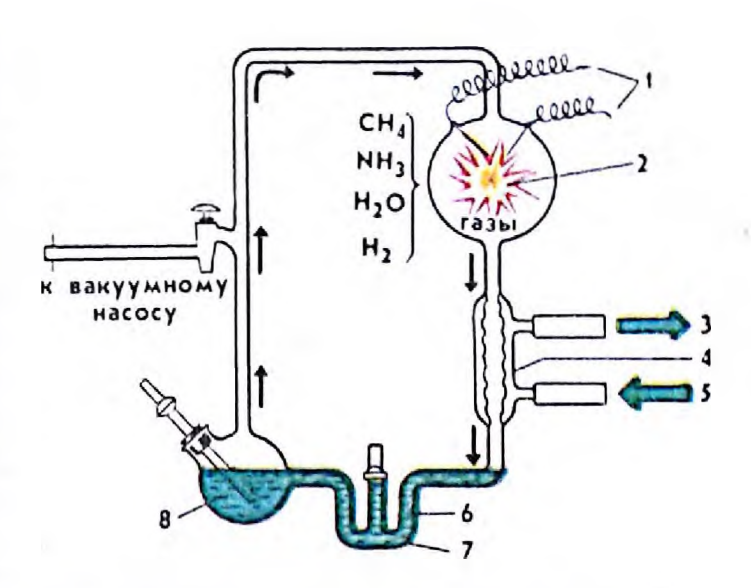


Рис. 198. Схема аппарата Миллера:

1 — провода, подводящие электрическое напряжение; *2* — искровой разряд; *3* — отток воды; *4* — холодильник; *5* — приток воды; *6* — вода, содержащая органические соединения; *7* — сифон; *8* — кипящая вода

Если при изучении первой стадии биопоэза к нашим услугам были результаты многочисленных экспериментов, то анализ второй стадии максимально затруднен из-за минимальной возможности экспериментировать. В попытках создать правдоподобную картину образования и эволюции биополимеров мы можем рассчитывать лишь на логику.

Американский ученый С. Фокс в 1957 г. высказал идею о том, что аминокислоты могут соединяться, образуя пептидные связи в отсутствие воды, т. е. благодаря дегидратационному синтезу. Он нагревал сухую смесь аминокислот и после охлажде-



Томас Чек (р. 1948) — американский биохимик. Открыл рибозимы — молекулы РНК, обладающие ферментативной активностью. Описал явление самосплайсинга — процесса удаления интронов из молекулы РНК без участия белков-ферментов

ния и растворения в воде обнаружил белковоподобные молекулы со случайной последовательностью аминокислот. Фокс предполагает, что на древней Земле аминокислоты концентрировались в испаряющихся водоемах, а затем полимеризовались под действием тепла лавовых потоков или в ходе высушивания под действием солнечных лучей. Последующие дожди растворяли полипептиды. Возможно, синтез полимеров катализировался на поверхности минеральных глин. Экспериментально показано, что раствор аминокислоты аланина в водной среде в присутствии особого вида глинозема и АТФ может давать полимерные цепочки полиаланина.

Таким образом, можно представить, что на древней Земле могли образовываться полипептиды, некоторые из которых могли обладать каталитической активностью. Однако абиотическое образование каталитически активных полимеров аминокислот может не иметь прямого отношения к происхождению жизни, так как полипептиды не обладают способностью самовоспроизводиться и закреплять тем самым приобретенную в результате химической эволюции структуру, способную выполнять определенные функции.

Роль РНК и ДНК в образовании систем с обратной связью. Нуклеиновые кислоты в отличие от белков способны к репликации, т. е. созданию новых копий, не отличимых от материнских молекул. Открытие Т. Чеком в 1982 г. каталитической активности РНК позволяет предположить, что молекулы РНК были первыми биополимерами на Земле. Кроме того, были проведены эксперименты, показывающие, что в среде, содержащей в высокой концентрации минеральные соли и рибонуклеотиды, спонтанно синтезируются олигорибонуклеотиды. Также спонтанно, путем спаривания комплементарных оснований, могут образовываться РНК-копии. Обе эти реакции протекают без участия ферментов или других белков.

Пока непонятно, как древнейшая РНК стала кодировать аминокислотную последовательность. Трудно представить, что полезная кодирующая информация заключалась в длинной непрерывной последовательности оснований в спонтанно образующейся цепи РНК. Скорее короткие участки РНК, кодирующие пептидные цепочки, способные к каким-либо полезным функциям, были разделены не содержащими кодирующую информацию последовательностями, называемыми сегодня *интронами*. Не исключено, что сплайсинг РНК, кото-

рый может протекать автокаталитически, в отсутствие белков-ферментов, возник как средство объединения экзонов, которые вместе могли кодировать крупный белок, функционально более эффективный, чем отдельные пептиды.

Как могла возникнуть ДНК, лучше, чем РНК, приспособления для долговременного хранения информации? Отсутствие гидроксидной группы в 2′-положении дезоксирибозы делает молекулы ДНК устойчивыми, в отличие от РНК, к гидролитическому расщеплению в слабощелочных водных растворах. А именно такие растворы были в первичных водоемах и сохранились в современных клетках. Кроме того, наличие двух комплементарных цепей облегчает процесс репликации и исправления ошибок, возникающих в любой из двух цепочек ДНК. Возможно, что благодаря активности древнего белка, близкого современному ферменту — обратной транскриптазе (т. е. способного синтезировать ДНК, используя в качестве матрицы РНК, см. § 18), и образовались первые молекулы ДНК на Земле.

Наличие кодирующих белки молекул ДНК и РНК и белков-ферментов, катализирующих процессы репликации нуклеиновых кислот, позволяет образовываться системам с обратной связью. В таких системах нуклеиновые кислоты несут информацию и тем самым программируют увеличение количества тех белков, которые способствуют увеличению количества кодирующих их нуклеиновых кислот. Кроме того, белки могут защищать молекулы ДНК от разрушительного действия ультрафиолета. Системы такого вида уже обладают некоторыми признаками жизни, однако еще не могут быть названы живыми организмами, так как не имеют биологической мембраны.

?

1. В каких условиях и за счет какой энергии происходит синтез первых органических соединений на Земле?

2. Какие требования должны быть предъявлены к органическим молекулам, чтобы химическая эволюция могла перейти в биологическую?

3. Как мог возникнуть механизм самокопирования и ферментации? На основе каких молекул?

§ 72. Формирование мембранных структур и эволюция пробионтов

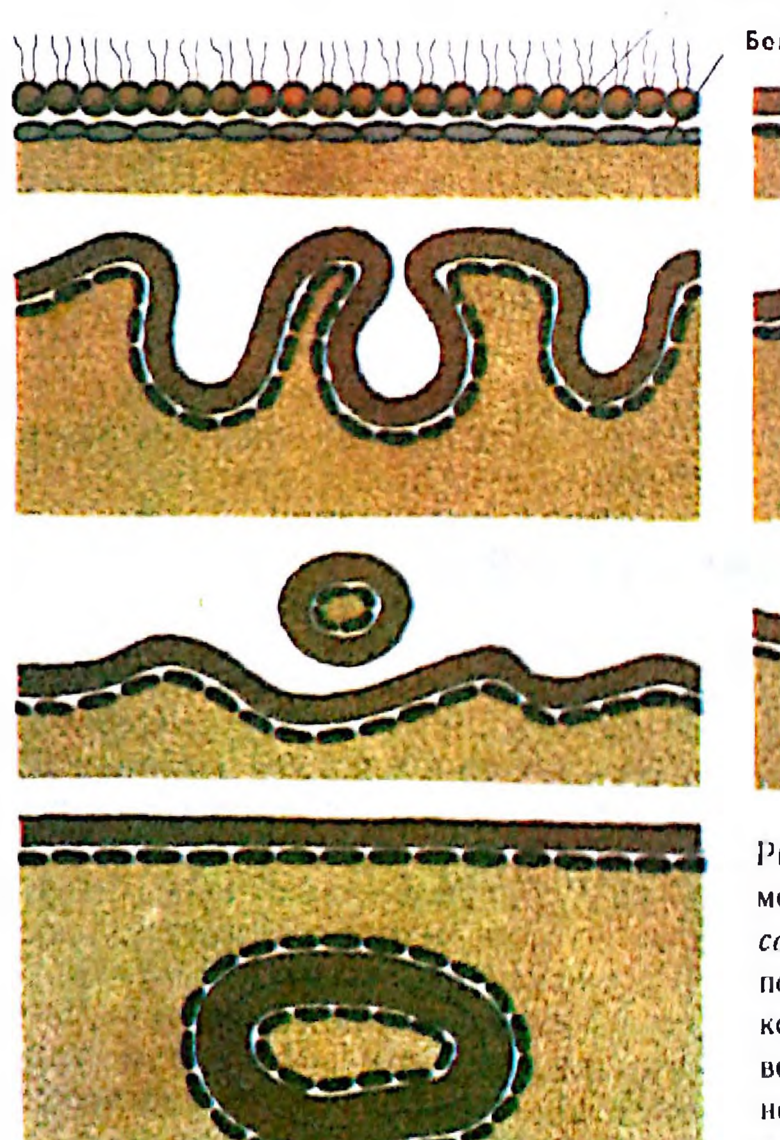
Образование и эволюция биологических мембран — Способы питания первых организмов — Симбиотическая теория образования эукариот

Образование и эволюция биологических мембран. Лишь определенное взаиморасположение в пространстве позволяет таким важнейшим биополимерам, как белки и нуклеиновые кислоты, взаимодействовать и образовывать системы, приводящие к появлению первых живых организмов. Это становится возможным благодаря формированию биологических мембран, которые не только сохраняют случайно возникшие ассоциаты белков и нуклеиновых кислот, но и обеспечивают образовавшиеся системы с обратной связью веществами и энергией из окружающей среды.

Как могли сформироваться мембраны на ранних этапах возникновения жизни? Мы уже отмечали (см. § 71), что поверхности водоемов, рассматриваемых как колыбели жизни, были покрыты липидными пленками (рис. 199). Длинные неполярные

углеводородные «хвосты» липидных молекул торчали наружу, а заряженные «головки» были обращены в воду. Растворенные в водоемах белковые молекулы могли адсорбироваться на поверхности липидной пленки благодаря электрическому притяжению к заряженным головкам. Образовывались двойные липопротеидные пленки. При порывах ветра поверхностная пленка изгибалась, от нее могли отрываться пузырьки. Из многочисленных пузырьков нашего внимания заслуживают лишь те, которые содержали белково-нуклеиновые системы с обратной связью. Такие пузырьки поднимались ветром в воздух, а когда падали на поверхность водоема, то покрывались вторым липидно-белковым слоем. Это происходило за счет гидрофобных взаимодействий между обращенными друг к другу неполярными «хвостами» липидов. Такая четырехслойная оболочка (два слоя белков по краям и два слоя липидов внутри) удивительным образом напоминает нам сегодняшнюю биологическую мембрану и могла быть ее прародительницей.

Изложенный выше сценарий возникновения мембран представляется вполне правдоподобным, хотя и не единственно возможным. В течение



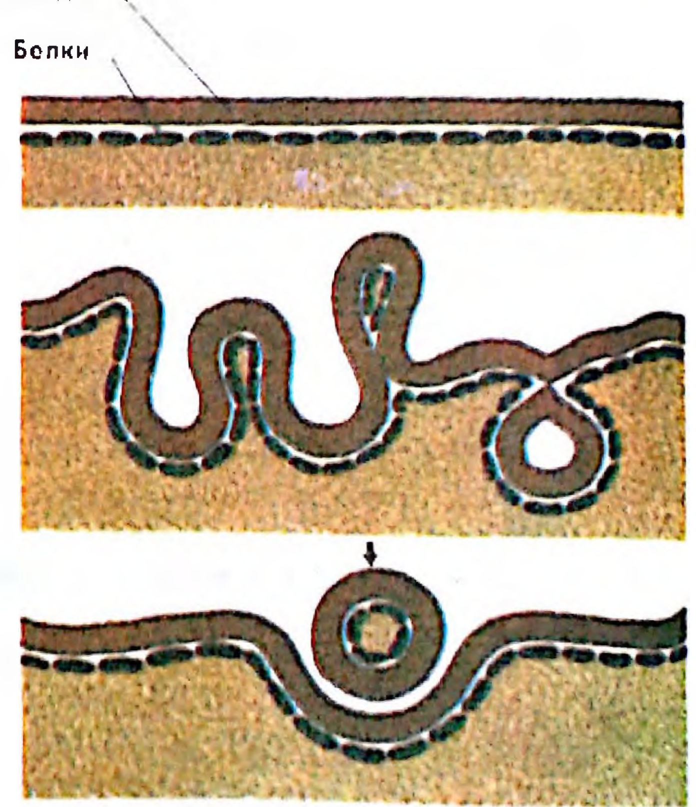


Рис. 199. Схема образования биологической мембраны:

сверху вниз — липопротеидная пленка на поверхности водоемов; формирование мешочков и пузырьков на поверхности под действием ветра; пузырек, содержащий белково-нуклеиновую систему, попадает на поверхность, покрытую липопротеидной пленкой; образование четырехслойной оболочки — первичной биологической мембраны

миллионов лет структура первичной мембраны все более усложнялась как вследствие включения в свой состав новых разнообразных белковых молекул, способных погружаться в липидный слой и даже пронзать его, так и благодаря выпячиванию отдельных участков наружу или внутрь (рис. 200). В результате таких выпячиваний различные полимеры, плававшие в «первичном бульоне» и находившиеся вне пузырька, могли оказаться внутри его складок, где создавались условия для новых, ранее не существовавших взаимодействий. Эволюционно закреплялись лишь такие системы, которые были способны к саморегуляции и самовоспроизведению. Это и были первые живые организмы — *пробионты.*

Способы питания первых организмов. Сегодняшние знания о составе атмосферы древней Земли позволяют заключить, что первые организмы были анаэробными гетеротрофами. Они размножались, получали пищу и энергию из органических и минеральных веществ абиогенного происхождения, в изобилии имевшихся в окружающей среде. Способом обмена веществ им служило брожение — процесс ферментативного превращения органических веществ, в котором акцепторами электронов служат другие органические вещества. При этом выделяется энергия, запасаемая в молекулах АТФ. Примером такого древнего способа обмена веществ, дошедшего до наших дней, является гликолиз — ферментативный путь бескислородного расщепления сахаров.

В то время как одни бактерии основывались на гликолизе, другие выработали способность фиксировать атмосферный углекислый газ с образованием различных органических соединений, а третьи научились



Рис. 200. Эволюция биологических мембран

фиксировать атмосферный азот. В фиксации N_2 участвует система ферментов нитрогеназ, специфически реагирующих с ацетиленом — богатым энергией соединением, который в больших количествах образовался из цианистого водорода еще до возникновения жизни.

Следует помнить, что химическая эволюция и эволюция пробионтов длилась 1000—1500 млн. лет. За это время условия на Земле существенно изменились и запасы органических молекул, образованных на первой стадии биопоэза, постепенно истощались. По мере истощения запаса абиогенного органического материала возникала жесткая конкурентная борьба за него, что ускорило процесс эволюции первичных гетеротрофов.

Исключительным событием стало возникновение бактериального фотосинтеза. Он освободил жизнь от зависимости от органических соединений абиогенного происхождения. Скорее всего фотосинтез возник у анаэробных бактерий, способных к азотфиксации. При этом источником энергии являлось Солнце, а результатом было накопление органических веществ биогенного происхождения. Первые фотосинтезирующие бактерии получали водород путем расщепления органики или сероводорода. Такой фотосинтез называется *аноксигенным* (бескислородным). Лишь потом цианобактерии (цианофиты, сине-зеленые) освоили фоторасщепле-

ние воды. Побочным продуктом такого фотосинтеза является кислород. Его накопление в атмосфере привело не только к коренному изменению хода эволюции, но и к преобразованию лика планеты.

Появление озонового экрана защитило первичные организмы от смертельного ультрафиолетового облучения и положило конец абиогенному синтезу органических веществ. Теперь жизнь одних организмов зависела только от деятельности других живых организмов. Сегодня большинство представителей растительного и животного царства — облигатные (обязательные) аэробы; они погибают, если концентрация O_2 в окружающей среде падает ниже той, к которой они приспособлены. Исключения составляют некоторые глубоководные сообщества и ряд кишечных паразитов (глистов), получающих энергию от реакции брожения. Для них кислород ядовит. Многие роды прокариот состоят исключительно из анаэробов, другие включают как анаэробные, так и аэробные виды.

Первые аэробные бактерии появились благодаря приобретению аппарата окислительного фосфорилирования. Продукты брожения подвергались дальнейшему окислению до CO_2 и H_2O. Эти аэробные гетеротрофы могли более эффективно, чем анаэробные бактерии, расщеплять органические вещества, образующиеся в результате фотосинтеза. По-видимому, с ростом концентрации O_2 в атмосфере усложнялась жизнь первичных анаэробных гетеротрофов. Некоторые из них вымерли. Другие нашли среду, лишенную кислорода, и продолжали в ней анаэробное существование. Примером таких организмов являются дошедшие до наших дней метан-образующие бактерии или серные бактерии, живущие в горячих подземных источниках.

Симбиотическая теория образования эукариот. Некоторые гетеротрофы пошли по пути, приведшему к образованию эукариотических клеток. Часть из них вступила в симбиоз с аэробными бактериями, способными к окислительному фосфорилированию. Поглотив аэробные бактерии, первичные гетеротрофы не расщепили их на составляющие молекулы, а сохранили в качестве энергетических станций, называемых сегодня митохондриями. Такие симбионты дали начало царствам животных и грибов.

Другая часть первичных гетеротрофов «заключила союз» не только с аэробными гетеротрофами, но и с первичными фотосинтетиками, сохранив последние в качестве хлоропластов. Такие симбионты дали начало царству растений (рис. 201).

Зачем митохондриям и хлоропластам кольцевые молекулы ДНК, по длине и форме похожие на ДНК бактерий? Почему митохондрии и хлоропласты имеют собственный белоксинтезирующий аппарат, включающий рибосомы, по характеристикам более близкие к бактериальным рибосомам, чем к рибосомам эукариотической клетки? Дело в том, что и митохондрии, и хлоропласты в далеком прошлом — свободно живущие организмы. Они, вступив в симбиоз, отдали часть своих генов «центральному правительству», но сохранили автономное право размножаться не в то время, когда это делает клетка, и осуществлять свои специфические функции по древним программам, записанным на кольцевых ДНК и реализуемым при синтезе своих белков на собственных рибосомах. В пользу симбиотической теории

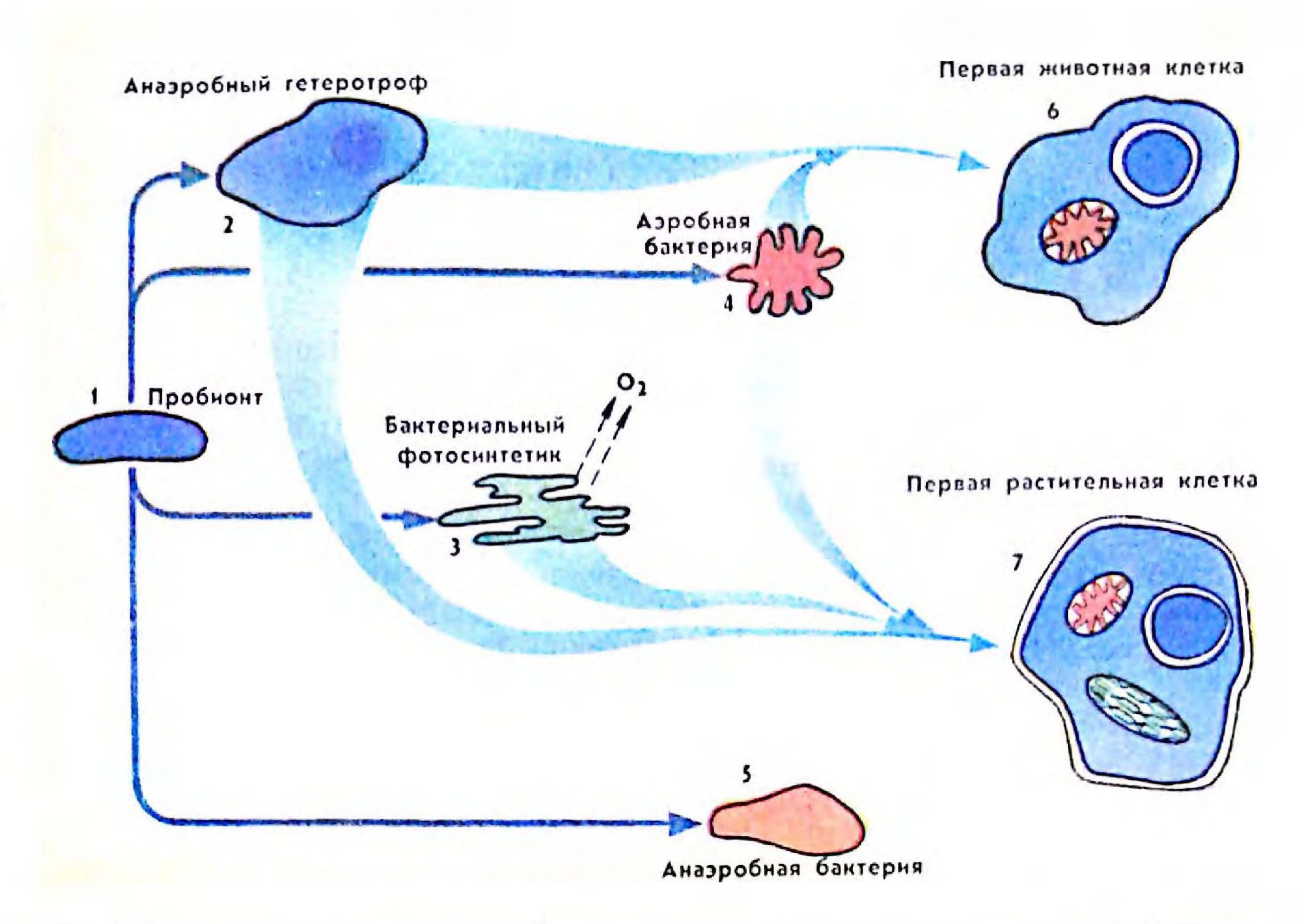


Рис. 201. Гипотетическая схема симбиотического образования эукариотической клетки (цифрами указан ход эволюции)

происхождения эукариот говорит и внешнее сходство митохондрий и хлоропластов со свободноживущими бактериями.

Строгих доказательств того, что последовательность событий, приведших к сегодняшним формам жизни, нет. Но есть примеры, свидетельствующие о возможности такой эволюционной последовательности. Один из видов амеб составляет исключение среди эукариот и не содержит митохондрий, вместо них он приютил аэробные бактерии и вступил с ними в симбиотические отношения. Некоторые растения содержат в своих клетках цианобактерии, сходные по размеру и способу укладки хлорофиллсодержащих мембран с хлоропластами.

?

1. Каким путем могли образоваться первые биологические мембраны?

2. Какие характерные черты живых организмов вы видите у пробионтов?

3. Назовите способы питания первых живых организмов.

4. Каким образом на основе приобретения различных способов питания происходила дивергенция первых организмов?

§ 73. Развитие жизни на Земле: эволюция одноклеточных

Эволюция прокариот — Эволюция одноклеточных эукариот

Эволюция прокариот. С момента возникновения жизни на Земле прошло около 4 млрд. лет. С тех пор активно действуют два важнейших фактора эволюционного процесса — естественный отбор и наследственная изменчивость. Скорость эволюционного процесса постепенно возрастала и сами факторы эволюции преобразовывались и пополнялись новыми. У пробионтов уже существовали главные атрибуты любого живого организма: ДНК и система ее репликации, транскрипция, трансляция, мембранные структуры, ферментативные системы расщепления и синтеза органических веществ, запасания и переноса энергии. Деление пробионтов могло осуществляться примерно так же, как это происходит у современных бактерий, путем сравнительно простого деления надвое.

В настоящее время многие исследователи считают, что вскоре после возникновения жизни сформировались три надцарства (империи, рис. 202): архебактерии, эубактерии (включая сине-зеленые) и эукариоты (грибы, растения, животные, простейшие). Архебактерий сближает с эукариотами не только экзон-интронная структура генов, но и некоторые другие признаки, присущие только им. Оболочки клеток у них, например, состоят из эфиров углеводородов (типа изопрена) — соединений, не встречающихся у других организмов. По-видимому, архебактерии сохранили значительное сходство с пробионтами. Они обитают в бескислородных слоях, концентрированных солевых растворах, горячих вулканических источниках.

Второе надцарство — эубактерии чрезвычайно широко представлено в биосфере. Это так же, как и архебактерии, безъядерные одноклеточные организмы, их геномы лишены экзон-интронной организации. Третья ветвь живого — эукариоты, они обладают оформленным ядром и оболочкой. Именно эта группа живых организмов дала колоссальное разнообразие многоклеточных и одноклеточных форм.

Крупнейшим ароморфозом, оказавшим огромное по своим последствиям воздействие, стало возникновение фотосинтеза. Фотосинтез возникал у прокариотических организмов, вероятно, неоднократно. В настоящее время фотосинтетики — это не только сине-зеленые, но и другие представители эубактерий и архебактерий. Возникновение фотосинтезирующих прокариотических организмов удалено от нас на 3—3,2 млрд. лет. Все организмы в то время были анаэробными, т. е. были способны существовать в бескислородной атмосфере. В атмосфере началось накопление кислорода и углекислого газа. Примерно 2 млрд. лет назад сформировалась атмосфера, подобная современной, в ней уменьшилось количество метана; аммиака, появилась возможность для возникновения и интенсивной эволюции аэробных организмов. Переход к аэробному метаболизму был предпосылкой к возникновению окислительного фосфорилирования — чрезвычайно важного ароморфоза (см. § 12). Эффективность извлечения энергии из углеводов при этом возрастает сравнительно с анаэробным процессом в 18 раз. В результате аэробные прокариоты, обладающие окислительным фосфорилированием, за сравнительно короткое

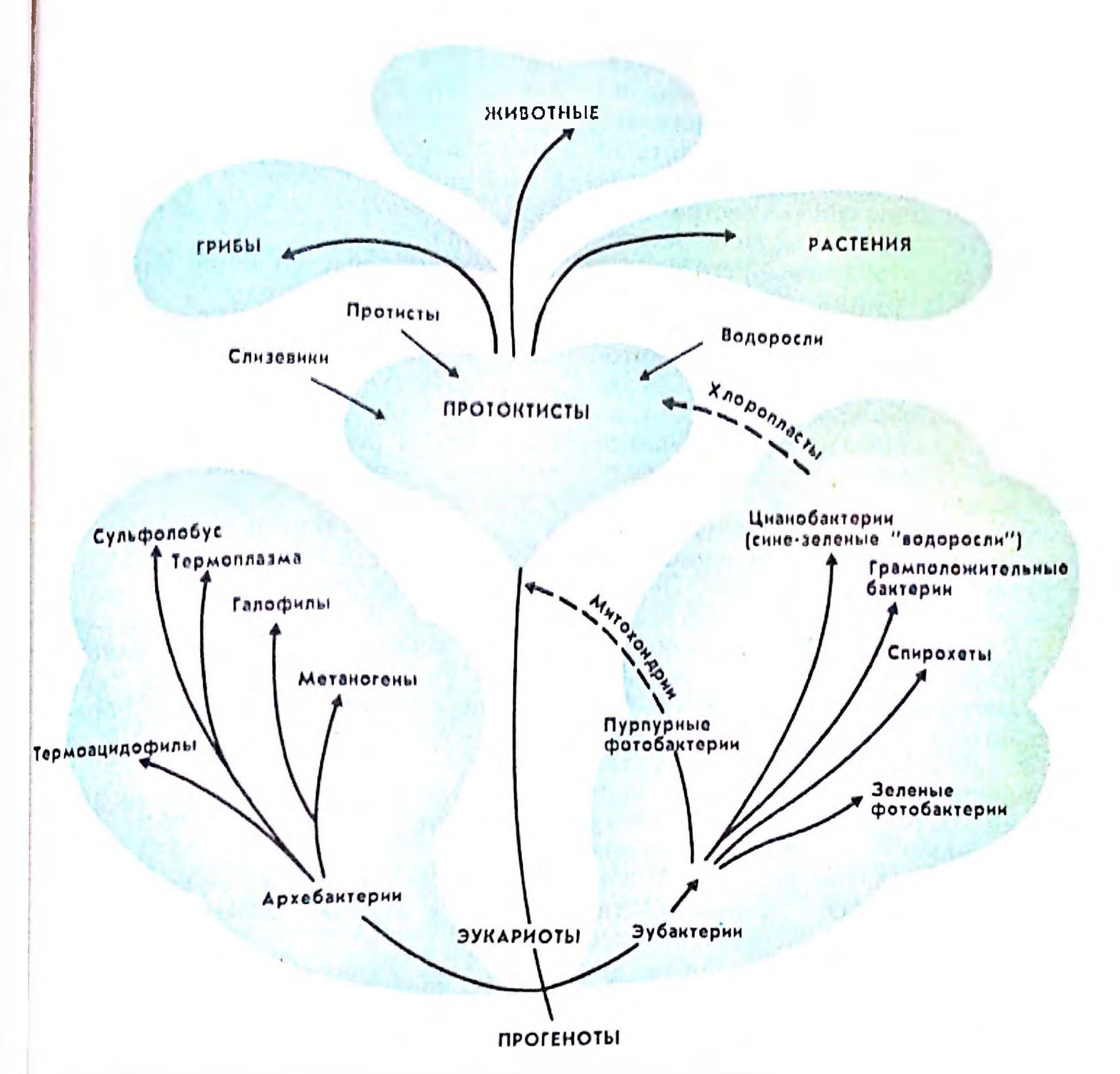


Рис. 202. Схема образования основных царств живых организмов

время получили большие возможности для широкого освоения разнообразных условий среды. Они и составили группу организмов, из которых примерно 1,5—2 млрд. лет назад выделились эукариоты.

Эволюция одноклеточных эукариот. Возникновение ядерных одноклеточных организмов ознаменовало собой принципиально новый этап в эволюции жизни.

В течение длительного периода, не менее 700—800 млн. лет, эукариоты были представлены только одноклеточными формами. За это время возникли и развились многие фундаментальные свойства эукариотических организмов. К их числу, безусловно, относится формирование митоза — одного из важных ароморфозов.

Усложнение ядра, появление хро-

мосом поставило насущную проблему — регулярного равного деления ядерных структур и цитоплазмы. Всякий, кому довелось наблюдать за делением эукариотических клеток с четким разделением сестринских хромосом, получает большое эстетическое удовлетворение от его рациональности и красоты. В то же время, как вы уже знаете, благодаря симбиозу клетки эукариот обогатились митохондриями и хлоропластами. Выделилась группа простейших эукариот, из которых позднее сформировались растения, появились предковые формы животных, грибов. Симбиотический процесс также следует рассматривать как крупный ароморфоз в развитии жизни на Земле. Непрерывно шел процесс дивергенции, росло разнообразие форм жизни.

Усложнение эукариотических клеток привело к возникновению полового процесса. Это значит, что в популяциях одноклеточных эукариот стали появляться клетки с полярными свойствами, способными к взаимному объединению — копуляции. В результате был проделан решающий шаг к возникновению диплоидности. По мере того как половой процесс становился регулярным, росла необходимость в делении клеток, в ходе которого гомологичные хромосомы расходятся и их число уменьшается вдвое. Именно эта важная функция первоначально легла на зарождающийся мейоз. Длительная эволюция в конечном счете привела к созданию двухступенчатого мейоза современного типа.

Весь комплекс событий, начиная с формирования пола и кончая появлением мейоза, имел исключительное значение для последующего хода эволюции. В результате возникла диплоидность, появилась доминантность и рецессивность, сформировалась комбинативная изменчивость, слагающаяся из рекомбинации в профазе, случайного расхождения хромосом в метафазе I мейоза и случайного соединения гамет при оплодотворении. В популяциях одноклеточных эукариот благодаря становлению упомянутых процессов темп эволюции резко возрос. Таким образом, возникновение пола, мейоза и сопряженных явлений явилось крупнейшим достижением в эволюции жизни.

?

1. Какие основные ароморфозы можно выделить в эволюции одноклеточных организмов?

2. Какие преимущества получают многоклеточные организмы по сравнению с одноклеточными?

§ 74. Развитие жизни на Земле: эволюция многоклеточных организмов

Палеонтологическая летопись — Переход к многоклеточности — Биогеографические данные

Палеонтологическая летопись. Палеонтология — наука, изучающая историю жизни на Земле по остаткам некогда живших организмов, сохранившихся в различных геологических отложениях и породах, дала исключительно богатый материал для развития эволюционных представлений. Огромный вклад в становление палеонтологии сделал выдающийся английский ученый Ч. Лайель, основатель этой науки. Ч. Лайель оказал большое влияние на формирование мировоззрения Ч. Дарвина.

Палеонтология воссоздала хронологию основных эволюционных событий главным образом за последние 700 млн. лет, т. е. время, когда началась интенсивная эволюция многоклеточных организмов, остатки которых сохранились в толщах пород. В этом огромном временном интервале обычно выделяют докембрий — очень древний, гораздо менее представленный остатками живших ранее организмов, и последующие периоды начиная с кембрийского, имеющие богатую палеонтологическую летопись.

Эту часть истории Земли обычно разбивают на длительные промежутки — эры, которые подразделяются на более мелкие — периоды и далее на эпохи, века. Названия эр имеют греческое происхождение: *палеозой* — древняя жизнь, *мезозой* — средняя жизнь, *кайнозой* — новая жизнь. Названия периодов обычно либо связаны с географическим районом, где впервые обнаружили соответствующие отложения (например, пермский — от города Пермь на Урале), либо указывают на наиболее типичные геологические отложения, свойственные данному периоду (например, карбон — каменноугольный период, мел — меловой период). Разделение на эры и периоды основано на сменах фауны и флоры, которые осуществлялись, как правило, благодаря существенным геологическим и климатическим преобразованиям — горообразовательным процессам, изменениям соотношения суши и океанов, глобальным потеплениям или похолоданиям.

Хронология основных событий в эволюции многоклеточных организмов в течение последних 700 млн. лет приведена ниже.

Палеонтологическая летопись дает возможность проследить за возникновением и развитием многих групп организмов, живших и живущих на планете.



Чарлз Лайелль (1797—1875) — выдающийся английский геолог и палеонтолог. Сформулировал принцип актуализма, согласно которому на Земле постоянно действуют сходные факторы среды

Нет сомнений, что все многоклеточные эукариотические организмы возникли в ходе эволюции из одноклеточных эукариот, и представляется наиболее вероятным, что успешный переход от одноклеточных к многоклеточным был совершен в эволюции неоднократно. Стимулом к такому переходу был естественный отбор, поскольку многоклеточность дает ряд преимуществ и обеспечивает успех. Среди особенностей многоклеточных следует отметить такие, как способность к более длительному существованию индивидуума, специализация клеток внутри многоклеточного организма, мощное развитие органов, обеспечивающих активное передвижение, добывание пищи, органов чувств у животных, специализированных органов прикрепления, пита-

Время, млн. лет	Эра	Период	Событие
0	Кайнозойская	Четвертичный	Эволюция человека
50		Третичный	Дивергенция млекопитающих
100	Мезозойская	Меловой	Последние динозавры Первые приматы Первые цветковые растения
		Юрский	Динозавры Первые птицы
200		Триасовый	Первые млекопитающие Господство рептилий
250	Палеозойская	Пермский	Великое вымирание морских организмов
300		Каменноугольный (карбон)	Первые рептилии Семенные папоротники
350		Девонский	Первые амфибии Увеличение разнообразия рыб
400		Силурийский	Первые наземные сосудистые растения
450		Ордовикский	Взрыв разнообразия в семействах многоклеточных животных
500 550		Кембрийский	Первые рыбы Первые хордовые
600	Докембрийская	Эдикарский	Первые элементы скелета
650			Первые мягкотелые многоклеточные животные
700			Первые следы животных

ния, размножения у растений и грибов.

В ходе эволюции животных возникло деление организмов на смертную сому, т. е. тело многоклеточного, и потенциально бессмертные генеративные клетки, служащие для передачи генетической информации в следующее поколение.

Все многоклеточные подразделяются на три царства: растения, грибы и животные на основе их образа жизни, важной особенностью которого является способ питания, т. е. добывание энергии. Большинство растений являются автотрофными организмами. Им необходимы для жизнедеятельности только неорганические соединения и солнечная энергия. Грибы, несмотря на внешнее сходство с растениями, значительно отличаются от них по способу питания, поскольку не могут обходиться без потребления органических веществ. Животные тоже гетеротрофы и не могут жить без использования органических соединений, однако отличаются, как правило, высокой подвижностью, сложностью и высотой организации.

Переход к многоклеточности — это серия ароморфозов, имеющих особое значение в эволюции жизни. Сведения, которыми располагает современная наука о развитии многоклеточных форм в докембрийском периоде, скудны. Особенно это относится к грибам; об их эволюции в последующие периоды также мало известно. Причина состоит в плохой сохраняемости остатков этих организмов. Полагают, что многоклеточные грибы возникли еще 1,3 млрд. лет назад. Весьма вероятно, что в это время уже существовали и многоклеточные зеленые и бурые водоросли, как плавающие, так и прикрепленные ко дну. Первые наземные сосудистые растения появились гораздо позже, они известны с силурийского периода (400 млн. лет), хотя вероятно, что их непосредственные предшественники существовали и ранее.

В докембрии появляются и первые многоклеточные животные, первые палеонтологические свидетельства о которых датируются 700 млн. лет. Насколько раньше возникли животные, не ясно: это могут быть интервалы времени от десятков до сотен миллионов лет. За время эволюции царства животных возникло не менее 35 типов, из которых 26 существуют до настоящего времени.

Начиная с кембрийского периода полнота палеонтологической информации значительно возрастает (рис. 203). За короткий промежуток времени, около 50 млн. лет, появляются практически все типы животных, имеющие наружный или внутренний скелет. В палеозое от одного периода



На переднем плане (слева) напоминающий рака трилобит ползет мимо водорослей и губок к животным, похожим на двустворчатых моллюсков. Древний кольчатый червь (в центре) подбирается к эокриноидеям, предкам морских лилий. Позади них плывут медуза и моллюскоподобный хиолит.

Рис. 203. Море 550 млн. лет назад (в середине кембрийского периода) полно жизни



Рис. 204. Семенные папоротники

к другому наблюдается бурное развитие жизни. Если в кембрии (570–500 млн. лет) — начале палеозойской эры только появляются первые хордовые и рыбы, то в девоне (410—350 млн. лет) уже отмечается появление амфибий, а в карбоне (350—285 млн. лет) возникают рептилии. Такая же тенденция наблюдается и у растений — от первых наземных сосудистых растений в силурийском периоде (440—410 млн. лет) до семенных папоротников в карбоне (рис. 204).

В течение 300 млн. лет жизнь на Земле проделывает сложнейший путь развития и обретает множество новых качеств и свойств. Важнейшее событие — выход на сушу растений, животных и, по-видимому, грибов (рис. 205). Это крупнейшее по своим

Обитатели озера из позднего девона (360 млн. лет назад) демонстрируют эволюцию древнейших рыб: они способны были и плавать, и во время засухи переползать по суше

Внизу - примитивная бесчелюстная рыба

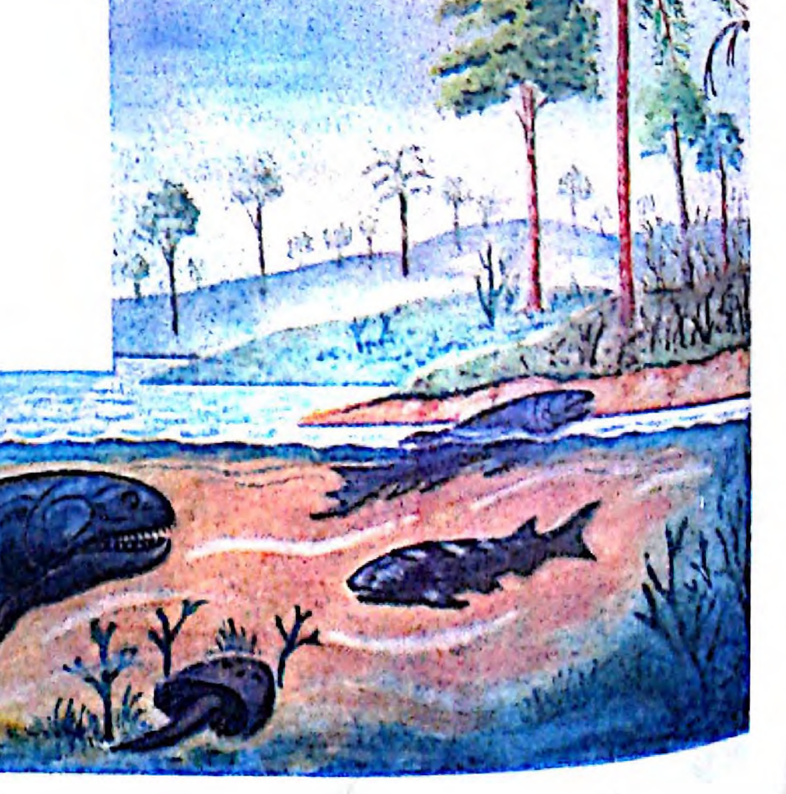


Рис. 205. Обитатели озера из позднего девона (~360 млн. лет): *слева* показана рыба, способная переползать по суше в другой водоем

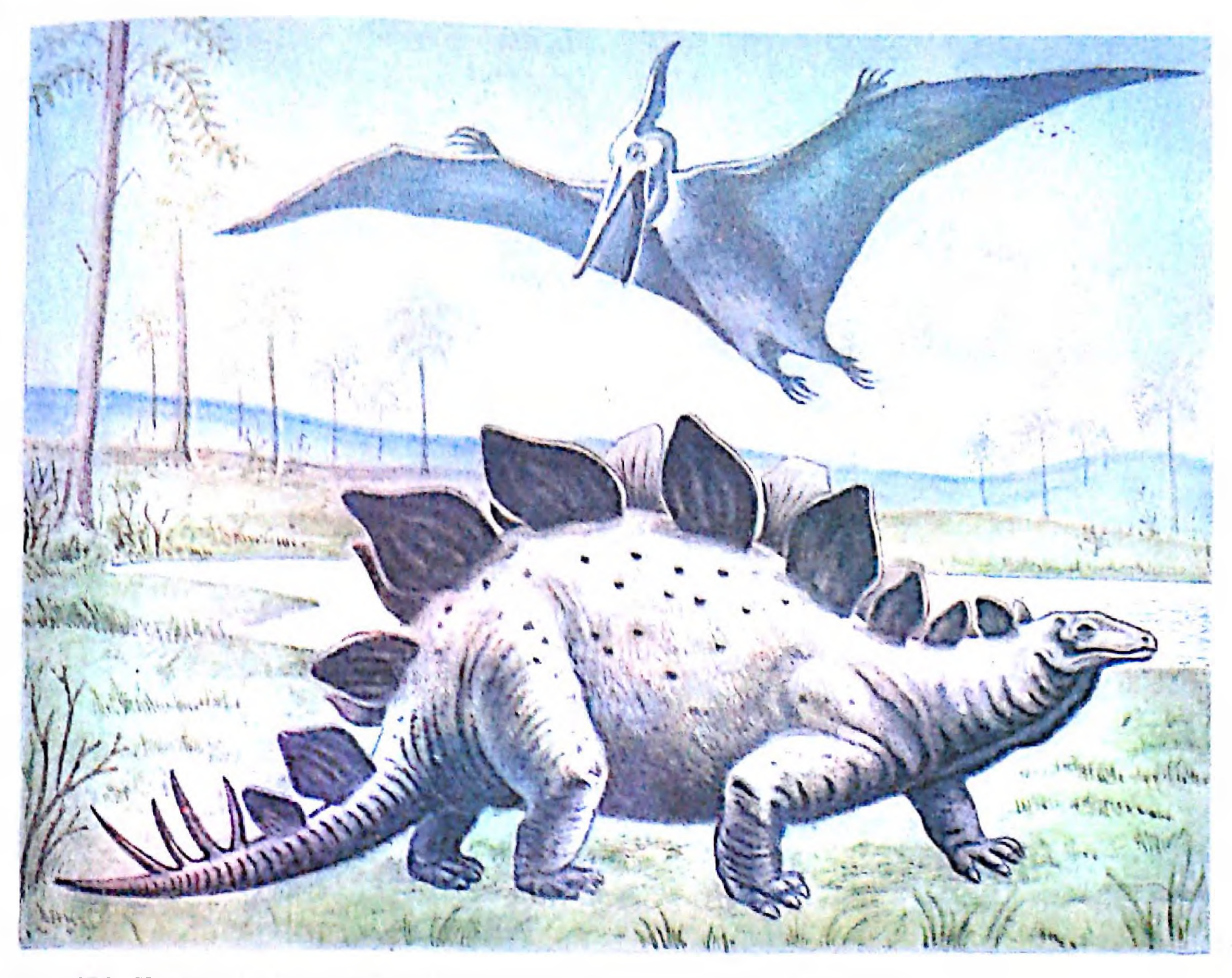


Рис. 206. Представители господствующего в мезозое класса рептилий: стегозавр и птеранодонт (*вверху*)

последствиям событие — не только результат прогрессивной эволюции многоклеточных эукариот, но и следствие длительной подготовки суши бактериями, сине-зелеными на протяжении сотен миллионов лет. Именно прокариоты благодаря своей деятельности подготовили верхний слой земной коры к освоению ее многоклеточными.

В мезозое (230—70 млн. лет) эволюционные тенденции, которые проявились в палеозое и выразились в появлении сложно организованных форм жизни и ускорении эволюционного процесса, нарастали. В триасе (230—195 млн. лет) появляются первые млекопитающие, в юрском периоде (195—135 млн. лет) — первые птицы, в меловом (135—70 млн. лет) отмечены первые цветковые растения. Однако в целом господствующей группой организмов в течение большей части мезозоя были различные группы рептилий, из которых наиболее известны динозавры (рис. 206). Расцвет одних групп животных и растений часто бывал связан с вымиранием других. На стыке палеозоя и мезозоя произошло вымирание очень многих морских организмов, на смену обильно дивергировавшим амфибиям пришли рептилии. Таким образом, шла непрерывная



смена форм, появление все новых и новых видов. В мезозое наиболее интенсивно эволюционировали представители хордовых и членистоногих в царстве животных, а также голосеменных и отчасти покрытосеменных в царстве растений. Появление млекопитающих и птиц ознаменовало появление теплокровности. Постоянно возникающие новые ароморфозы (например, мощное развитие центральной нервной системы, сложных форм поведения) имели безусловно важное значение для прогрессивной эволюции, хотя и захватывали сравнительно небольшие таксоны.

В кайнозойской эре (70 млн. лет) появляются современные животные и растения. Особенно интенсивно протекала эволюция млекопитающих, птиц и цветковых растений (рис. 207). В первой половине кайнозойской эры сформировался отряд приматов, а за последние 3—5 млн. лет возникли древнейшие формы людей.

Биогеографические данные. Распределение современных и ископаемых видов животных и растений по поверхности планеты дает дополнительные важные сведения о хронологии событий, имевших место в кайнозое и мезозое.

Еще в эпоху Великих географических открытий путешественников и натуралистов поражало разнообразие животных в дальних странах, особенности их распространения. Однако лишь А. Уоллесу удалось привести все сведения в систему и выделить шесть зоогеографических областей (рис. 208): 1) Палеоарктическую, 2) Неоарктическую, 3) Индо-Малайскую, 4) Эфиопскую, 5) Неотропическую и 6) Австралийскую. Палеоарктическую и Неоарктическую (Северная Америка) области часто объединяют в общую Голарктическую зону.

Сравнение животного и растительного мира разных зон дает богатейший научный материал для доказательства эволюционного процесса. Фауна и флора Палеоарктической и Неоарктической областей, например, имеют много общего. Это объясняется тем, что в прошлом между названными областями существовал сухопутный мост — Берингов



Альфред Рассел Уоллес (1823—1913) — выдающийся английский натуралист, сподвижник Ч. Дарвина. Основные научные исследования посвящены зоологии, ботанике и антропологии. Изучал животный и растительный мир Малайского архипелага, детализировал зоогеографическое деление суши, разработал основы теории естественного отбора, совпадающие с идеями Ч. Дарвина. Впервые применил термин «дарвинизм»

◀ Рис. 207. Кайнозойские млекопитающие

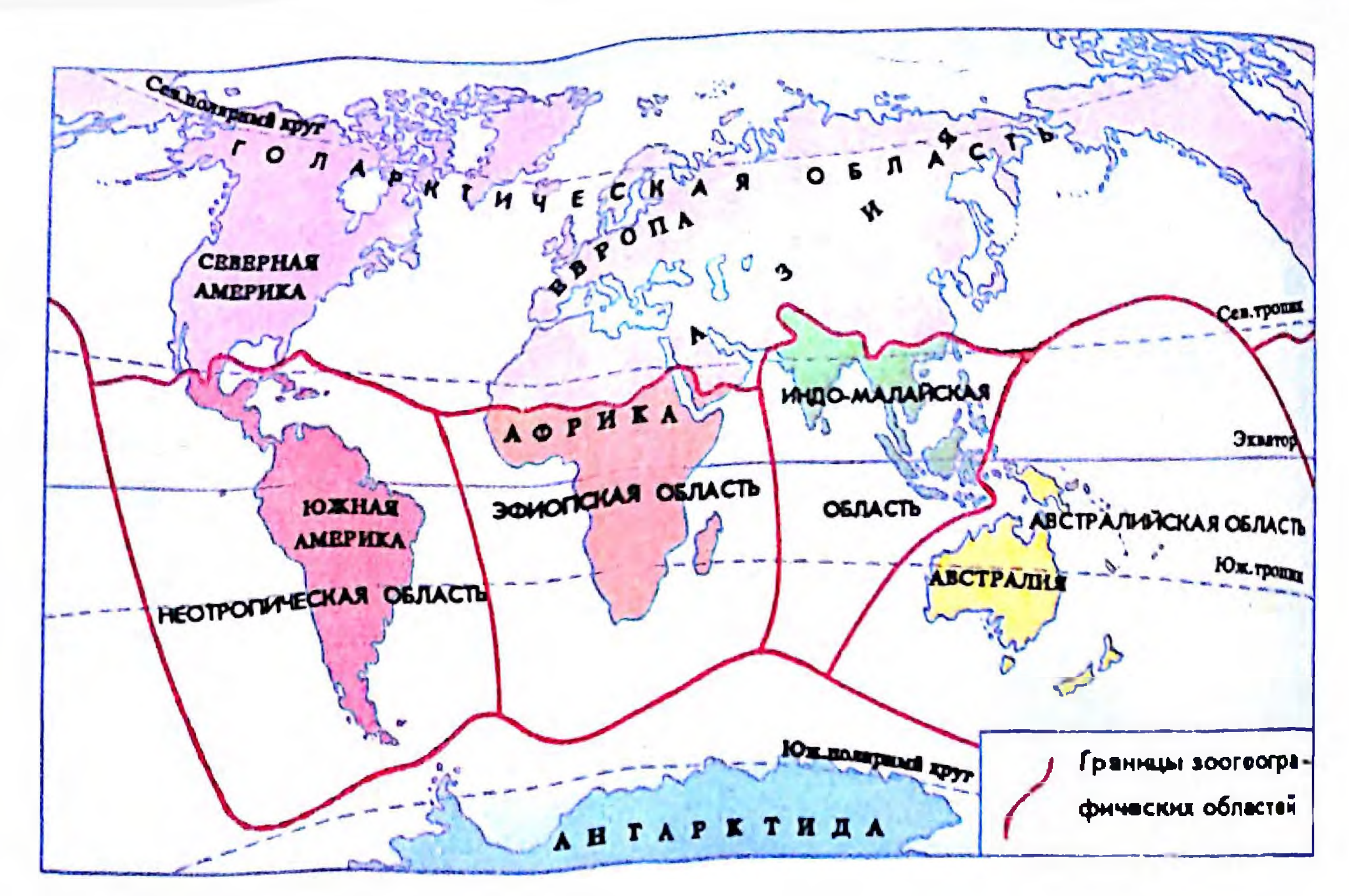


Рис. 208. Карта зоогеографических зон

перешеек. Фауны Неоарктической и Неотропической областей, напротив, имеют глубокие различия, хотя в настоящее время соединены Панамским перешейком. Геологические данные убеждают в том, что связь Южной, Центральной и Северной Америк возникла сравнительно недавно. Южная Америка, как и Австралия, обособилась от других материков очень давно, вероятно, в середине мелового периода. Длительная изоляция огромного континента наложила большой отпечаток на формирование живого мира этого континента, очень специфического. После возникновения Панамского перешейка начался широкий обмен между северо- и южноамериканской фаунами. Вследствие своеобразия и примитивности Неотропической фауны лишь немногие виды смогли проникнуть и широко распространиться в Северной Америке (дикобраз, броненосец, опоссум). Интенсивное проникновение многих видов с севера (олени, лисы, выдры, медведи и многие другие) существенно повлияло на облик Неотропической фауны за последние несколько миллионов лет. Однако своеобразие южноамериканской фауны сохранилось, поскольку многие древние и оригинальные формы там широко представлены.

Австралийская фауна еще более оригинальна и примитивна, за исключением летучих мышей и собаки динго, попавшей вместе с аборигенами. Там не было плацентарных млекопитающих в момент открытия этого континента европейцами. Зато там существует огромное число сумчатых млекопитающих и даже два рода: ехидна и утконос. С момента отделения Австралии от Южной Азии, когда плацентарные еще не появились, эволюционный процесс вызвал на других континентах по-

явление плацентарных, и австралийская фауна оказалась как бы застывшей.

Существует множество других фактов, свидетельствующих о том, что распределение видов животных и растений по поверхности планеты и их группировка в биогеографические зоны отражают процесс исторического развития Земли и эволюции живого.

? 1. На каких примерах можно наблюдать параллелизм в развитии растений и животных?

2. Почему именно палеонтология дает важнейшие доказательства процесса эволюции на нашей планете?

Глава XIII. **ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА — АНТРОПОГЕНЕЗ**

§ 75. Развитие взглядов на происхождение человека

История вопроса — Современные родственники человека — Доказательства родства человека и обезьян

История вопроса. *Антропогенез — процесс исторического развития человека, того вида, к которому принадлежим все мы.* Иногда антропогенезом называют и отрасль науки о человеке — антропологии, изучающую эволюцию человека. Так как эта отрасль касается нас более всех других, она всегда вызывала повышенный интерес и жаркие споры.

Поскольку близость человека к обезьянам бросалась в глаза даже первобытным людям, у многих племен Африки и Южной Азии имелись предания о происхождении людей от обезьян. (По другим поверьям, обезьяны, наоборот, происходят от ленивых людей, сбежавших в лес, чтобы их не заставили работать.) А самых близких к нам обезьян — шимпанзе, гориллу и орангутана — вообще называли не обезьянами, а «лесными людьми» («орангутан» по-малайски и означает «лесной человек»). В восточных религиях (индуизме и буддизме) обезьяны занимают почетное место и действуют во многих мифах.

Иное положение сложилось в западных религиях (в иудаизме, мусульманстве и особенно в христианстве). В них обезьяны — порождение дьявола, воплощение всякой скверны. Поэтому говорить о сходстве и возможном родстве обезьян и человека было невозможно даже 100 лет спустя после того как догорели последние костры инквизиции. Остается только поразиться смелости и прозорливости К. Линнея, основателя научной систематики, который в своей «Системе природы» в 10-м издании описал в роде Homo (человек) кроме H. sapiens (человек разумный) виды H. sylvestris и H. troglodytes (человек лесной и человек пещерный), под которыми подразумевал, по-видимому, шимпанзе и орангутана. Объединить человека и высших обезьян в один род — на такой смелый шаг и сейчас не могут решиться даже большинство современных антропологов. К тому же в то время этих обезьян путали. Знаменитый анатом Н. Тульп описал шимпанзе под названием орангутана, гориллу (о которой знали древние греки и финикийцы за 500 лет до н. э.) описали лишь в 1847 г., а ближайший к человеку

вид — карликовый шимпанзе бонобо был выделен лишь в 1933 г.

К. Линней говорил лишь о сходстве, но не о родстве. Ж.-Б. Ламарк еще в начале XIX в. высказал предположение о родстве человека и орангутана, сопроводив его спасительной оговоркой: «Вот каким могло бы выглядеть происхождение человека, если бы оно не было иным». Но эволюционная теория Ж.-Б. Ламарка успеха не имела. Лишь в 1859 г. Ч. Дарвин в конце своего труда отметил, что «свет будет пролит на происхождение человека и его историю». Одна эта фраза вызвала и взрыв негодования церковников, и первые по-настоящему научные исследования эволюции человека.

За последующие 100 лет после Ч. Дарвина антропогенез усиленно изучали. Детально исследовали анатомию ныне живущих обезьян, нашли многочисленные ископаемые остатки предполагаемых предков человека. Казалось, что вся родственная связь рода Homo стала известна в деталях. Однако многие построения оказались ошибочными и неточными.

Лишь в последние 10—20 лет в изучении происхождения человека произошла настоящая революция. Для этого имелись три причины:

1. В последние годы широким фронтом велись и ведутся массовые раскопки, особенно в Экваториальной Африке. Это привело к открытию множества костей древних обезьян и древних людей — более, чем было обнаружено за 100 лет до того.

2. Разработаны надежные методы определения возраста горных пород (а значит, и находящихся в них костей), основанные на анализе радиоактивных изотопов. В результате выяснилось, что человеческий род древнее на сотни тысяч и миллионы лет, чем предполагали.

3. Близость человека и обезьян стала оцениваться методами молекулярной генетики. Количественная оценка сходства генов и белков позволила по-иному оценить их родство.

В результате многие, даже относительно недавние положения антропогенеза устарели. Постараемся дать в этой главе картину происхождения человека, основанную на самых последних данных.

Современные родственники человека. Согласно наиболее распространенной сейчас классификации, человек относится к отряду приматов (Primates («князья»), подотряду Anthropoidea (человекоподобные), секции Catarrhina (узконосые, обезьяны Старого Света), надсемейству Hominoidea (гоминоиды, человекоподобные). В это надсемейство входят семейства Hylobatidae (гиббоны, два рода из Юго-Восточной Азии), Pongidae (человекообразные обезьяны) и Hominidae (люди, ныне живущий один род и единственный вид Homo sapiens, человек разумный).

Считается, что наиболее близки к семейству людей Pongidae — африканские шимпанзе, карликовый шимпанзе бонобо и горилла, а также орангутан, ныне живущий на островах Индонезии, но раньше обитавший и в Южном Китае (возможно, и в Индии). Как и человек, они отличаются высоким развитием головного мозга (но масса его в 2—3 раза меньше, чем у человека). Хотя они могут слезать с деревьев и ходить по земле (горилла вообще большую часть жизни проводит на земле), к продолжительному хождению на задних ногах они не способны.

По морфологическим признакам наиболее от человека отличается орангутан. Горилла, шимпанзе и бонобо гораздо ближе к нам. Вот

почему Ч. Дарвин предполагал, что человек произошел на африканском континенте от общего с африканскими высшими обезьянами предка. Такая классификация сохраняет приличествующую человеку дистанцию между ним и обезьянами (на уровне семейства, примерно так, как отличаются, скажем, собаки и кошки). Однако исследования последних лет позволили в ней усомниться.

Доказательства родства человека и обезьян. Диплоидное число хромосом ($2n$) у всех Pongidae 48. У человека $2n=46$, т. е. различие в хромосомных числах обусловлено единственной транслокацией. Хромосома 1 человека образована слиянием двух хромосом, гомологичных таковым у шимпанзе (рис. 209). Но этого мало. Сейчас разработаны методы *дифференциальной окраски хромосом*, когда на них выявляется тонкая поперечная полосатость, строго специфичная для каждой хромосомы и каждого вида (см. рис. 106). Такая окраска хромосом человека и шимпанзе показывает их удивительную близость.

Группы крови человека и обезьян очень близки, многие тождественны. Резус-фактор впервые был обнаружен у низшей обезьяны — макаки-резус. Система *AB0* понгид и человека общая: у орангутана имеются антигены *A* и *B*, у гориллы *B*, у бонобо *A* и 0. Кровь бонобо можно переливать человеку без всяких осложнений. А ведь у всех млекопитающих межсемейственные переливания крови, как правило, приводят к гемолизу, распаду эритроцитов. Можно оценить генетическую близость человека и, например, шимпанзе количественно. Для этого нужно определить так называемое *генетическое сходство* и *генетическое расстояние* (дистанцию).

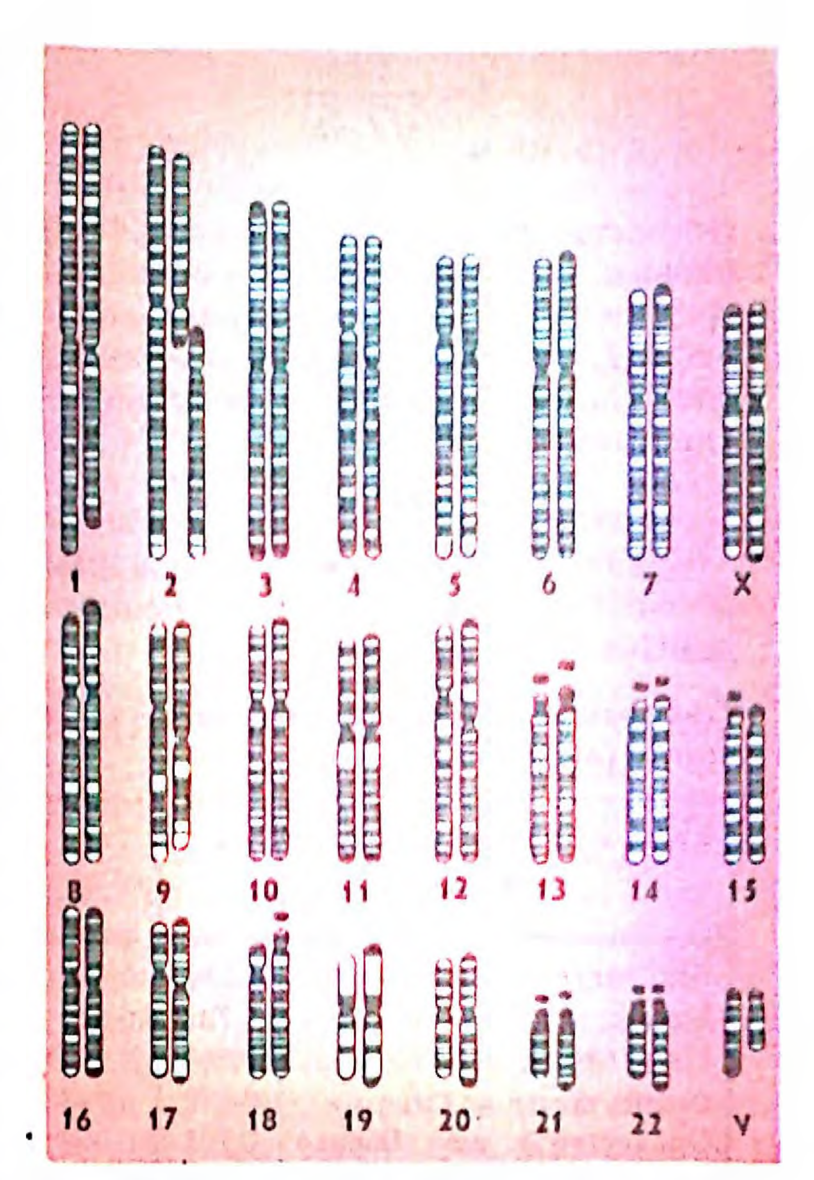


Рис. 209. Схематическое изображение дифференциально окрашенных хромосом человека и шимпанзе (расположены попарно):

в каждой паре *слева* — хромосома человека, *справа* — гомологичная ей хромосома шимпанзе. Обратите внимание на пару 2: видно, что человеческая хромосома — продукт слияния двух обезьяньих и поперечная исчерченность всех хромосом у обоих видов очень близка. Такие ничтожные различия в структуре кариотипа обычно характеризуют чрезвычайно близкие виды-двойники

Допустим, имеются две генетические группировки (популяции, близкие виды) *A* и *B*. В обеих имеется ген, представленный несколькими аллелями,— соответственно частоты аллелей у *A* и *B* обозначим как a_1, a_2, a_3... и b_1, b_2, b_3... Тогда генетическое сходство

$$I=\frac{\Sigma a_i b_i}{\sqrt{\Sigma a_i^2 b_i^2}}$$

Обычно I считают по нескольким (чем больше, тем лучше) генам и получают среднее значение. Натуральный логарифм I, взятый с обратным знаком, дает нам генетическое расстояние (дистанцию) D:

$$D=\ln I.$$

Значения I и D между человеком и человекообразными обезьянами даны в таблице:

Генетическая дифференциация человека и понгид (по 23 генам)

Виды, сравниваемые с человеком	I	D
Шимпанзе	0,680	0,386
Бонобо	0,732	0,312
Горилла	0,689	0,373
Орангутан с о-ва Суматра	0,710	0,347
Орангутан с о-ва Борнео	0,705	0,350
Гиббон белорукий	0,489	0,716
Сростнопалый гиббон (сиаманг)	0,333	1,099

Тонкие методы, основанные на определении аминокислотных последовательностей белков, показывают, что человек и шимпанзе отличаются по 1% аминокислотных замен (данные по 44 белкам). Многие белки человека и шимпанзе, например гормон роста, взаимозаменимы.

Полагают, что в ходе антропогенеза с наибольшей скоростью эволюционировала не та ДНК, которая кодирует белки, а регуляторная, определяющая последовательность и интенсивность белкового синтеза. Однако близость человека и понгид и на уровне ДНК несомненна. Все оценки молекулярно-генетической близости свидетельствуют о том, что человека нужно сближать с бонобо, шимпанзе и гориллой и отдалять от орангутана. Но тогда возникает вопрос: целесообразно ли выделять человекообразных обезьян от человека в отдельное семейство? Не был ли прав К. Линней, объединивший их в один род? Морфологи назовут многие десятки важных признаков, по которым человек резко отличается. Но важны ли эти признаки или же их только считают важными? К. Линней в своей системе не выделял категории семейства. Однако впоследствии почти все его роды были повышены до ранга семейств. Возможно, правильнее человека, шимпанзе, бонобо, гориллу и орангутана объединять в одно семейство людей (линнеевский род Homo). Вопрос еще не решен.

Более важна иная сторона проблемы. Ныне живущие обезьяны чересчур специализированы для жизни в условиях влажного тропического леса, чтобы быть прямыми предками человека (исключая, возможно, лишь бонобо). Следовало найти остатки ископаемого предка, так называемое недостающее звено. Поиски его привели к открытию целой цепи звеньев, соединяющих нас с другими приматами.

?

1. Как исторически формировались взгляды на происхождение человека?

2. На чем основываются доказательства происхождения человека от обезьяны?

3. Какие общие черты связывают человека и современных человекообразных обезьян?

4. Каким образом можно оценить количественно генетическую близость человека и человекообразных обезьян?

§ 76. Палеонтологические доказательства происхождения человека

Ископаемые обезьяны — Южные обезьяны — Австралопитеки — Человек умелый

Ископаемые обезьяны. Ископаемые остатки древних обезьян и первых людей чрезвычайно немногочисленны. Они не хоронили своих близких, а в кислой почве влажного тропического леса кости очень быстро растворяются. Как правило, сохраняются лишь самые прочные элементы — покрытые стойкой эмалью зубы, реже — фрагменты челюстей, еще реже — другие кости. Вероятность сохраниться была выше только в областях интенсивного вулканизма, когда жертв извержений засыпало пеплом или заливало грязевыми потоками. Именно там было найдено большинство свидетельств эволюции человека.

Самые древние из узконосых обезьян, еще близкие к примитивным приматам лемурам из семейства омомиид, найдены в эоценовых слоях восточного Алжира (около 40 млн. лет назад). По месту находки эту обезьяну назвали Биретией (по одному зубу). Уже в следующем периоде — олигоцене на территории современного Египта и на Аравийском полуострове существовали многочисленные узконосые обезьяны — египтопитеки и близкие роды. Это были еще низшие обезьяны, многие из них широко распространились по Азии. Еще раньше приматы попали в Новый Свет, вероятно, переплыв на плотах из унесенных бурями деревьев Атлантический океан, в то время узкий, не превышавший по ширине современного Средиземного моря (Американский материк тогда еще не успел сместиться на запад).

Достоверные остатки высших, человекообразных обезьян известны из отложений миоценового периода. Это была эпоха пышного развития влажных лесов по тропическому поясу Евразии от Атлантики до Тихого океана. В то время пальмы и магнолии росли и по всей Европе.

В интервале 20—9 млн. лет назад найдено много остатков человекообразных обезьян (в основном зубы). Еще в прошлом веке из миоценовых слоев Европы первым был описан дриопитек («древесная обезьяна»). Близкие виды — рамапитек и сивапитек («обезьяны Рамы и Шивы» — героя и бога индуистской религии) описаны из отложений Африки и Индии. Все дриопитековые вымерли около 9 млн. лет назад, но они дали начало современным человекообразным обезьянам и, по-видимому, человеку. Больше всего они напоминали шимпанзе и бонобо. Точнее, ныне живущие шимпанзе похожи на них, так как их в ходе эволюции очень мало затронула специализация.

До недавнего времени азиатские роды рамапитек и сивапитек считались претендентами на роль наших предков. Сейчас более вероятным нашим пращуром кажется африканский дриопитек (кениапитек), живший на территории Кении около 14 млн. лет назад. Оказалось, что тонкая структура зубной эмали индийских видов не похожа на человеческую структуру и более напоминает структуру зубов орангутана. У кенийского дриопитека нашлись и другие признаки, сближавшие его с человеком.

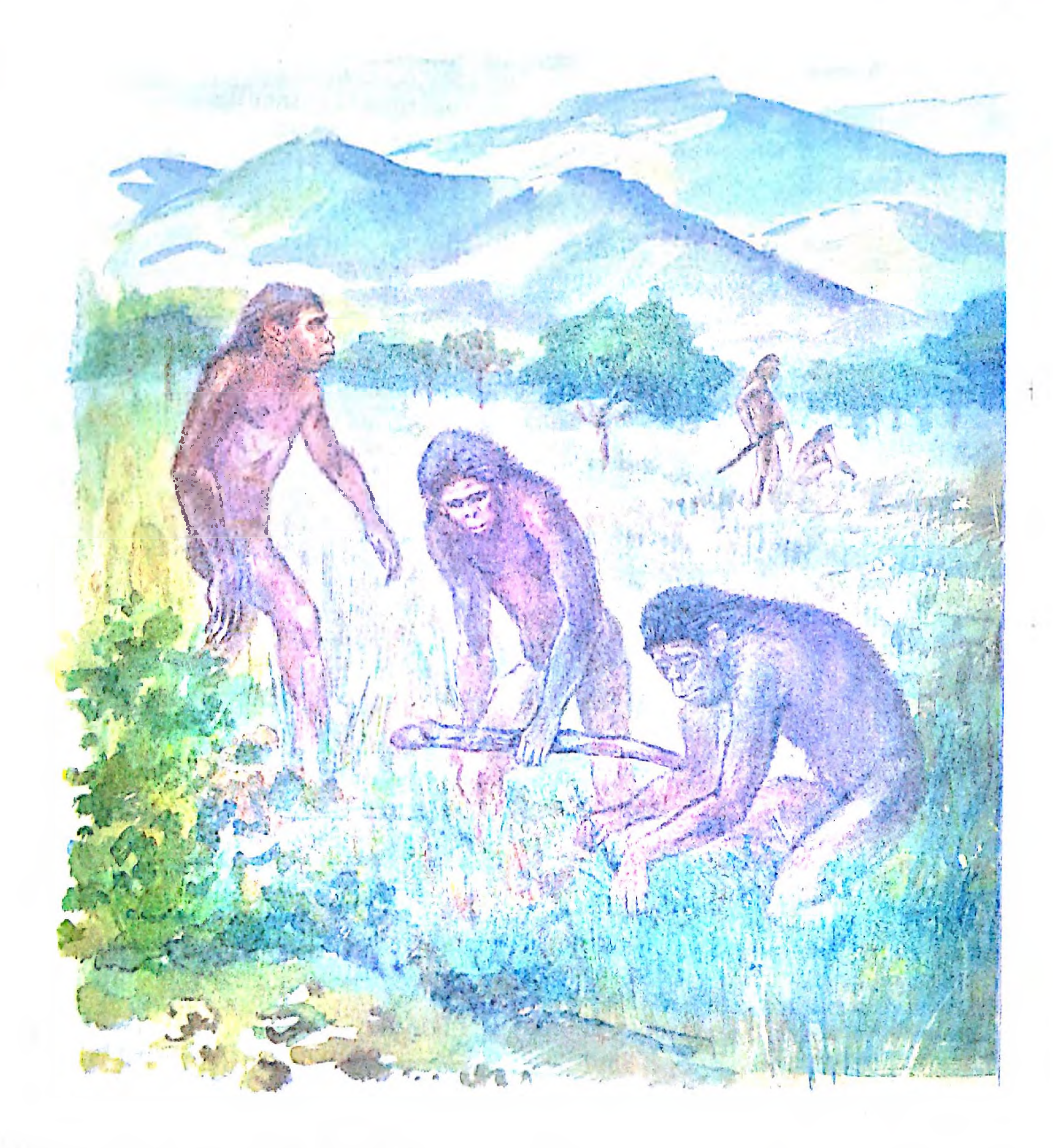
Уже тогда у дриопитековых были особенности, позволявшие им идти по пути антропогенеза: высокое разви-



Рис. 210. Группа австралопитеков на плодородной африканской равнине (собирательство, вероятно, было основным способом добывания пищи)

тие центральной нервной системы, хорошее цветное бинокулярное зрение и хватательные конечности — не только передние, но и задние. Это наследие древесной жизни первых приматов пригодилось, когда предки человека вступили в новую стадию — *стадию австралопитеков.*

Южные обезьяны — австралопитеки. Австралопитек нужно переводить не как «австралийская», а как «южная» обезьяна (комбинация от лат. australis — южный и греч. pithēkos — обезьяна). Этот не очень удачный термин ввел в науку первооткрыватель — английский анатом



Р. Дарт, нашедший в 1924 г. на территории ЮАР череп шестилетнего детеныша этой обезьяны. Вернее, уже не совсем обезьяны. После находки Дарта остатки австралопитеков в большом количестве были найдены не только в Южной, но и в Центральной Африке. Австралопитек Дарта жил поздно — около миллиона лет назад и потому не мог рассчитывать на роль нашего предка. Сейчас время становления австралопитеков относят к периоду от 9 до 5 млн. лет назад.

Эти приматы жили в эпоху, когда тропические леса в Африке стали отступать на север, их место занима-

ли сухие степи и саванны. Австралопитеки, покинув леса, вышли в открытые пространства, кишащие хищниками: львами, леопардами, саблезубыми тиграми (рис. 210). Что позволило им выжить в новых условиях? С точки зрения сравнительной анатомии «южные» обезьяны выглядели как фантастическое сочетание небольшого (не более 600 $см^3$) обезьяньего мозга и вполне человеческой двуногой походки. Они могли очень хорошо бегать на двух ногах, высвободив руки. Ни одна древесная обезьяна, перейдя к жизни на поверхности земли, этого не сделала. Горилла, например, в беге, опираясь на костяшки пальцев рук, легко догоняет человека. А четвероногая мартышка-гусар развивает скорость до 50 км/ч.

Для чего «южные» обезьяны высвободили руки? Наиболее подходящее объяснение: австралопитеки уже пользовались орудиями: палками, дубинами, камнями, крупными костями антилоп. Доказать это, к сожалению, практически невозможно, так как они не изготовляли свои орудия, а подбирали их в природе, поэтому на них нет следов искусственной обработки. Но такой этап в ходе происхождения человека, несомненно, должен был существовать. Он длился не менее 5 млн. лет, т. е. значительно дольше, чем вся последующая цивилизация.

Эти некрупные (до 50 кг, обычно меньше) приматы жили, по-видимому, стаями. Общественный образ жизни позволял им не только устоять против хищников, но и успешно нападать на других животных.

Р. Дарт полагал, что они сами были настоящими хищниками: в слоях с остатками австралопитеков найдены черепа павианов с пробитой левой стороной (из чего следовало, что удар наносился правой рукой). По другой точке зрения, они следовали за крупными хищниками и отбивали остатки их добычи у гиен и шакалов. Однако не известна ни одна обезьяна, питающаяся падалью.

Уже на стадии австралопитеков, вероятно, начался процесс потери шерстного покрова. Выйдя из тени лесов, наш предок, по выражению советского антрополога Я. Я. Рогинского, «оказался в теплой шубе», которую нужно было поскорее снять. От перегрева, особенно в условиях интенсивной работы, человек защищается интенсивным потоотделением. Это приспособление было очень эффективным, но лишало организм ионов натрия. Нехватка его или стимулировала хищничество, или, у популяций, перешедших к вегетарианству, заставляла искать источники поваренной соли.

Другая особенность, возникшая на стадии австралопитеков,— противоречие между прямохождением и рождением детей. Таз «южных» обезьян по строению походил на человеческий (рис. 211), обеспечивая совершенную двуногую походку. До тех пор, пока самки их рождали детей с небольшой головой, это не очень затрудняло роды. Но уже на этой стадии шел отбор наиболее «головастых» особей, которые лучше владели орудиями и приемами коллективной охоты и обороны от хищников. Соответственно дети рождались со все бо́льшими головами. В результате у современных женщин роды очень затруднены. Ведь у новорожденного младенца масса головного мозга 360—370 г, а в 8—9 месяцев удваивается, значительно превышая среднюю массу мозга у самой крупной обезьяны — гориллы (420 г).

Вообще весь процесс антропогенеза представляется цепью довольно

«поспешных», порой не очень удачных решений, кое-как скомпенсированных последующей эволюцией.

Сейчас хорошо изучены остатки одного из ранних австралопитеков — афарского, найденного Д. Джохансоном в Эфиопии. Эта относительно небольшая (110—120 см) обезьяна с двуногой походкой и зубами, похожими на человеческие, жила 3,5—4 млн. лет назад (рис. 212). Впоследствии австралопитеки разделились на две линии — австралопитек африканский, также некрупный и всеядный, и австралопитек мощный, по-видимому, растительноядный, с крупными коренными зубами, хорошо приспособленными для пережевывания грубой пищи. Все они широко распространились по Африканскому материку (возможно, проникли и в Азию), но вымерли 1 млн. лет назад. Впрочем, последние из них в горных лесах и южноафриканских пустынях могли дожить до появления человека даже современного типа. Но еще раньше — от африканского австралопитека или же непосредственно от более ранних форм — отделилась ветвь, первого представителя которой уже можно считать входящим в род Homo — человек.

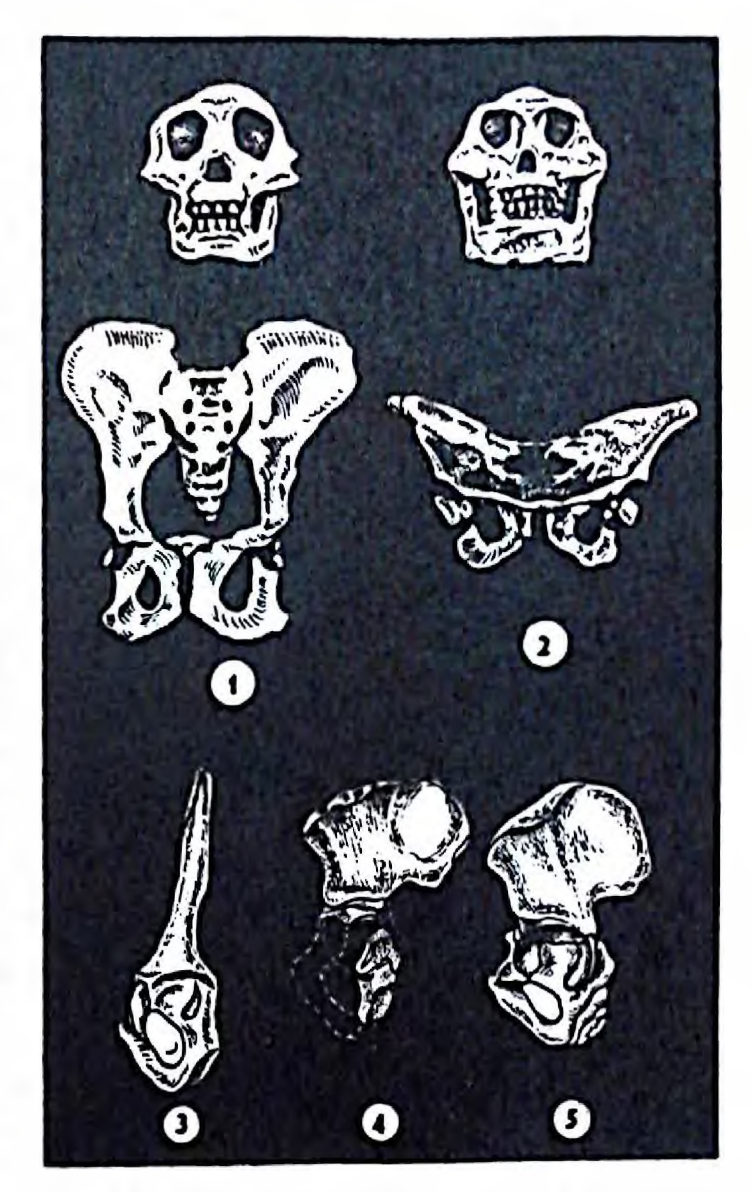


Рис. 211. Сравнительный план строения черепа и таза шимпанзе, австралопитека и современного человека:

вверху: 1 — череп и таз шимпанзе; *2* — то же для австралопитека; *3, 4, 5* — тазовые кости шимпанзе, австралопитека и современного человека

Человек умелый. В 1962 г. в вулканическом ущелье Олдувай (иногда пишут Олдовай) в Танзании (Центральная Африка) английские ученые М. Лики и Л. Лики нашли скелетные остатки оригинального австралопитека. Объем его мозга составлял 642 см^3 (в последующих находках 500—800 см^3). Это мало по сравнению с мозгом современного человека (1000—18000 см^3), но больше, чем у более примитивных форм.

Самое главное: вновь открытый вид изготовлял орудия, конечно, самые простейшие. Он ударом камня о камень оббивал их с одной стороны, создавая режущий край. Эту культуру назвали *олдованской* или *олдовайской*, а также *галечной* (в речных долинах сырьем для орудий чаще всего были окатанные гальки). Такие сверхпримитивные орудия (ударники) прозвали чопперами (сечками). Их трудно отличить от естественных камней, они разнообразны, неуклюжи и нестандартны. Некоторые, видимо, изготовлялись на один раз. Но с их помощью можно было обстругать



Рис. 212. Реконструкция внешнего вида австралопитека африканского (A. afarensis)

и заострить деревянное копье или копалку для выкапывания съедобных корней, или выпотрошить некрупное животное, или отрезать кусок мяса.

Этот наш предок был назван Homo habilis — человек умелый. Не все антропологи разделяют такое мнение, многие полагают, что человек умелый был все еще австралопитеком. Однако опыты с шимпанзе и другими обезьянами показали, что ни один из приматов, кроме человека, не в силах научиться изменять форму одного предмета другим предметом (а это лежит в основе орудийной деятельности). Использовать камни и палки они могут, могут даже подправлять их форму зубами и ногтями, но обстругать палку острым камнем или отбить у камня другим камнем край, чтобы заострить его,— для шимпанзе задача непосильная. Иначе говоря, орудия человека умелого окончательно вывели его из мира животных.

Впоследствии такие орудия нашли во многих местах Африки, на Ближнем Востоке и у нас — в Прибайкалье. Однако кости человека умелого известны пока только в Африке. Оттуда известны самые древние орудия — до 2,5 млн. лет. В Олдовае человек умелый, похоже, даже строил что-то вроде хижин или круглых загородок из колючего кустарника. От них остались лишь «фундаменты» — кольца из крупных камней. На таких стоянках обнаружены и остатки добычи: рыб, черепах, улиток, мышей, землероек, птиц, а также антилоп, жирафа и даже слона.

Питался ли человек умелый только падалью или пробовал перейти к охоте на крупную дичь, остается лишь предполагать. Но все же последнее не исключается, особенно если учесть, что первые попытки овладения огнем относятся к этому времени. Р. Дарт назвал одного из австралопитеков именем Прометея — титана, принесшего огонь людям, так как в слоях с его остатками встречались следы огня. Р. Дарта высмеяли и, похоже, напрасно. Если мы рассмотрим историю теории антропогенеза, то придем к выводу: большинство неверных, впоследствии отброшенных теорий имели в основе сомнения в высоких умственных и физических способностях наших предков. Теперь известно немало находок обожженных в кострах костей антилоп, свиней-бородавочников, павианов возрастом до 1,8 млн. лет (человеку умелому в Олдовае дают 1,75 млн. лет). Овладев огнем и изготовляя орудия, человек становился похожим на «царя природы».

Дальше мы не знаем, когда человек умелый был вытеснен своими

более умелыми потомками. Галечные орудия, чопперы сохранялись еще долго, но их изготовляли люди более развитые — *древнейшие люди, архантропы.*

? 1. Какая из древних ископаемых обезьян — вероятный предок человека? По каким признакам проявляется наибольшее сходство?

2. Дайте морфологическую характеристику австралопитекам. Почему не все группы австралопитеков можно считать предками человека?

3. Какие признаки, характерные и для рода Homo — человек, формировались у австралопитеков?

4. Какие данные говорят за то, что человек умелый ушел из мира животных и стал родоначальником рода Homo?

§ 77. Эволюция гоминид

Древнейшие люди — Палеантропы (неандертальцы)

Древнейшие люди. Сто лет назад голландский врач и анатом Э. Дюбуа обнаружил на о-ве Ява на берегу р. Соло окаменевшие кости: черепную крышку, три зуба и бедренную кость. Он нашел «недостающее звено» — переходную ступень от обезьяны к человеку, существование которой предсказал Э. Геккель. Э. Дюбуа назвал обнаруженное существо *обезьяночеловеком — питекантропом* (рис. 213). Впоследствии подобные находки были сделаны на той же Яве, в Китае, Германии, Венгрии, Алжире, Касабланке, Олдовае, Эфиопии, Южной Африке. Питекантроп был лишь недостающим звеном в целой цепи — ни австралопитеки, ни человек умелый еще не были тогда открыты.

Теперь обезьянолюдей называют *архантропами* (H. erectus — человек выпрямленный, т. е. прямоходящий). Несмотря на значительное морфологическое разнообразие, их всех относят к одному виду. Жили архантропы во всем Старом Свете, исключая, возможно, лишь самые северные области, в Америку и Австралию проникнуть не смогли. Они владели Землей 1,5—0,5 млн. лет и лишь 500 тыс. лет назад стали вытесняться более прогрессивными потомками.

По сравнению с австралопитеками и даже человеком умелым архантропы были более развиты. Мозг их составлял 750, 900 и даже 1300—1400 см^3 (у архантропа из Венгрии). Увеличение мозга было связано не только с общим развитием, но и с бóльшим, чем у австралопитеков, ростом (яванские архантропы достигали 165—170 см).

Однако архантропы сохранили еще немало примитивных, обезьяньих черт строения. У них были массивные челюсти без подбородочного выступа и мощные надбровные дуги, узкий и покатый лоб. У поздних из них — китайских обезьянолюдей (синантропов) человеческих черт было больше, чем у самых ранних.

На этой стадии развития в образе жизни людей произошли существенные изменения. Из собирателя и ловца мелких животных, лишь изредка добывающего крупных подранков, древнейший человек стал активным охотником на самую крупную дичь, вплоть до слонов и носорогов. Обезьянолюди широко использовали коллективные, облавные охоты, применяя огонь. Существенно улучшилась техника выделки каменных орудий. Оббитые с одной стороны ударники (чопперы) по-прежнему широко при-



Эжен Дюбуа (1858—1940) — голландский антрополог. Основные научные работы посвящены эволюции человека. Неопровержимо доказал правильность теории Ч. Дарвина о происхождении человека от животных, близкородственных высшим обезьянам

менялись, но возникли уже *чоппинги*, или *бифасы*,— камни, заостренные с обеих сторон, и, наконец, ручные рубила. Орудия приобретают стандартную, устоявшуюся форму, которая сохранялась сотни тысяч лет.

Все это позволяет предположить, что на этой стадии возникает еще одно свойство — речь, язык. Многие считают, что речь архантропов вряд ли была членораздельной; ряд звуков из-за несовершенства строения гортани они не могли произносить. Однако дело, по-видимому, не столько в строении голосового аппарата, сколько в строении мозга. У архантропов в лобных долях полушарий развивается так называемый центр Брока́ (названный так в честь знаменитого французского анатома), а в височных долях — центр Вернике. Эти области коры управляют пониманием звуковых сигналов. Повреждение их у современных людей приводит к афазии — потере речи, когда человек может слышать и произносит слова, но не понимает их. У обезьян, в том числе высших, соответствующие участки коры заняты центрами мимики и жестикуляции, а звуковые сигналы принимаются и расшифровываются в лимбической системе подкорки. Образно можно сказать, что звуковые анализаторы у них подключены к устаревшему компьютеру первого поколения. Поэтому звуки, издаваемые обезьянами, в основном сигналы страха, тревоги, удовлетворения и т. д. Они выражают не мысли, а эмоции. Обезьян невозможно научить звуковой речи, зато в опытах шимпанзе и гориллы свободно овладевали 200—300 жестами азбуки глухонемых, общались на этом языке с экспериментаторами и друг с другом, изобретали новые слова.

По-видимому, у архантропов произошло переключение системы анализа звуковых сигналов на более совершенный «компьютер второго поколения» — кору больших полушарий. Это стимулировало быстрое развитие звуковой речи, формирование языка. В результате обезьянолюди стали более умелыми мастерами и искусными охотниками, что позволило им широко расселиться по Европе и Азии. Становление их произошло скорее всего в Центральной и Северной Африке, может быть, с включением Южной Европы и Передней Азии. Именно в Африке были сделаны самые ранние их находки. В дальнейшем происходило медленное, но неуклонное расселение: ведь если какая-нибудь популяция архантропов расселялась за год хотя бы на 1 км к востоку или западу, за 40 тыс. лет они могли опоясать всю планету.

Такое расселение на сверхдальние расстояния характерно не только для человека. Например, южноамериканские свиньи-пекари и ягуары имеют африканское происхождение. Оттуда же пришли в Америку слоны и мастодонты, впоследствии там вымершие. С североамериканского материка, в свою очередь, пришли лошади современного типа и верблюды (которые вымерли на родине совсем недавно, уже при человеке современного типа и, возможно, не без его участия).

Большинство ученых полагают, что из какой-то популяции центрально- и североафриканских архантропов возникли люди современного типа — H. sapiens (человек разумный). Становление человека разумного растянулось по меньшей мере на 500 тыс. лет.

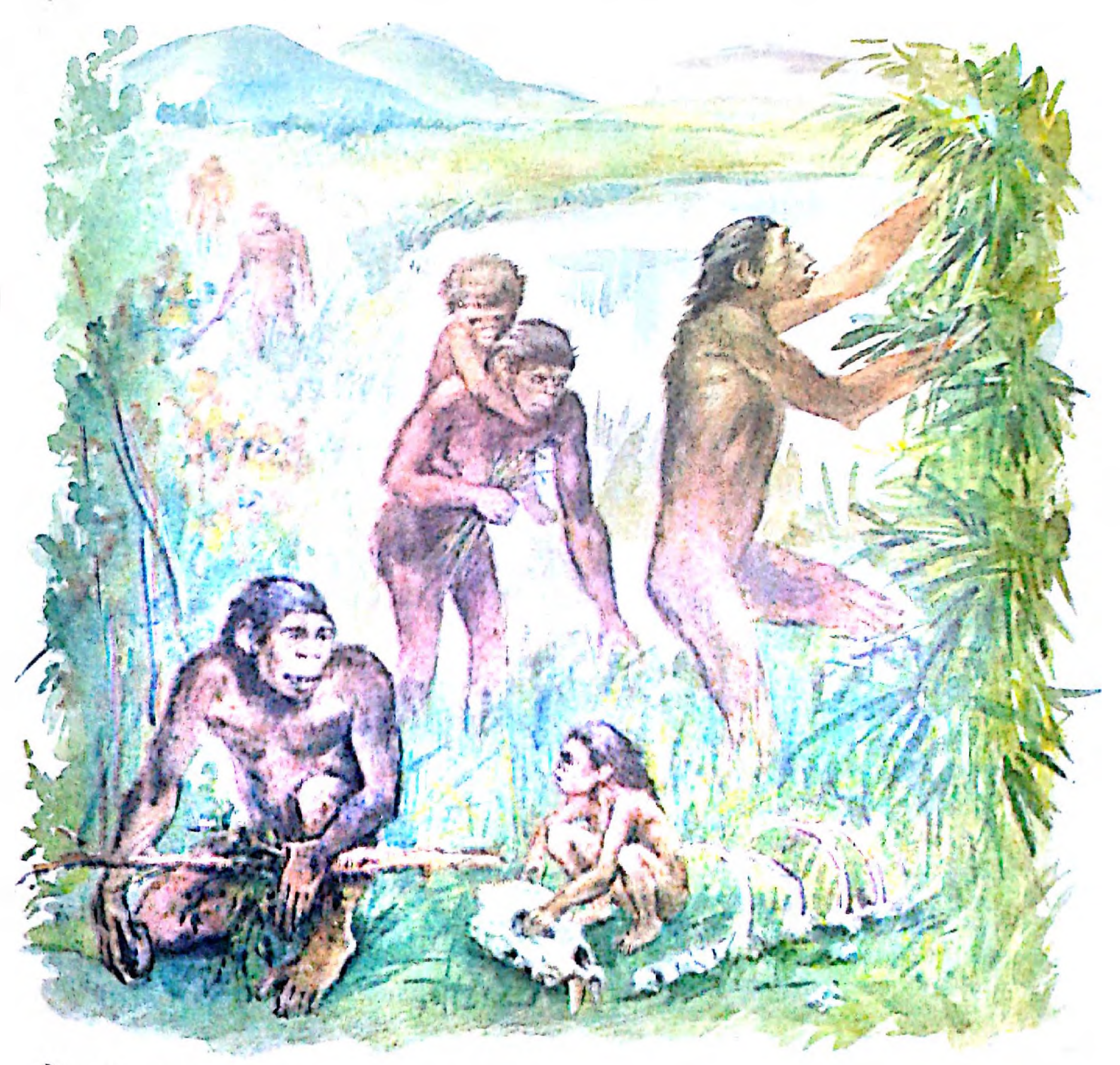


Рис. 213. Питекантропы

Палеантропы (неандертальцы). Первые разумные люди существенно отличались от нас. Обычно их называют *неандертальцами,* по месту одной из первых находок, но правильнее их назвать *древними людьми — палеантропами* (или *палеоантропами).*

Первый череп человека этого вида был найден в 1848 г. в Гибралтаре. Находка, однако, осталась в музее незамеченной до 1864 г.— через 5 лет



Рис. 214. Некоторые специализированные орудия искусных мастеров — неандертальцев.

Нуклеус (*вверху слева*) был обколот так, что от него остался лишь небольшой дисковидный кусок; продуманная предварительная обработка нуклеуса и точность ударов позволяли мастеру использовать этот нуклеус почти целиком. С тем же мастерством отщепы затем превращались в орудия вроде двустороннего скребка (*вверху справа*) и узкого тонкого остроконечника (*внизу*). (Оба эти орудия показаны спереди и сбоку.)

после того, как Ч. Дарвин произнес знаменитую фразу о происхождении человека, и после находки в 1856 г. в долине р. Неандерталь, вблизи от Дюссельдорфа (Германия), второго черепа и других остатков. Сначала палеантропов не признавали предками человека. Но находки множились, их нашли по всей Европе (на север они, по-видимому, доходили до бассейна р. Печоры), в Африке (от Алжира до Кейптауна), в Передней и Средней Азии, в Китае и на о-ве Ява. Не проникли они, как и архантропы, лишь в Америку и Австралию.

Это были люди среднего и невысокого роста, но с мощными костями и, видимо, невероятно сильные, атлетического строения. Черепа их имели еще обезьяньи черты — у них не было подбородочного выступа, имелся мощный надглазничный валик и покатый лоб. Но мозг за этим лбом не уступал современному, в среднем был даже больше (1418 $см^3$), хотя лобные и височные его доли были обычно менее развиты.

Палеантропы (неандертальцы) создали новую индустрию камня и так называемую *культуру скребел и наконечников*, широко пользовались огнем, были искусными и смелыми охотниками на самых крупных зверей (рис. 214). По-видимому, тогда были изобретены копье с каменным наконечником и меховая одежда. Ведь жили они в эпоху самого сурового оледенения, когда даже в Крыму и на юге Франции обитали песцы и северные олени.

Несмотря на звероподобные черты, палеантропы думали не только о том, как выжить. Они уже хоронили своих близких, украшая могилы рогами горного козла (пещера Тешик-Таш вблизи Самарканда) и даже цветами (Палестина). Было у них

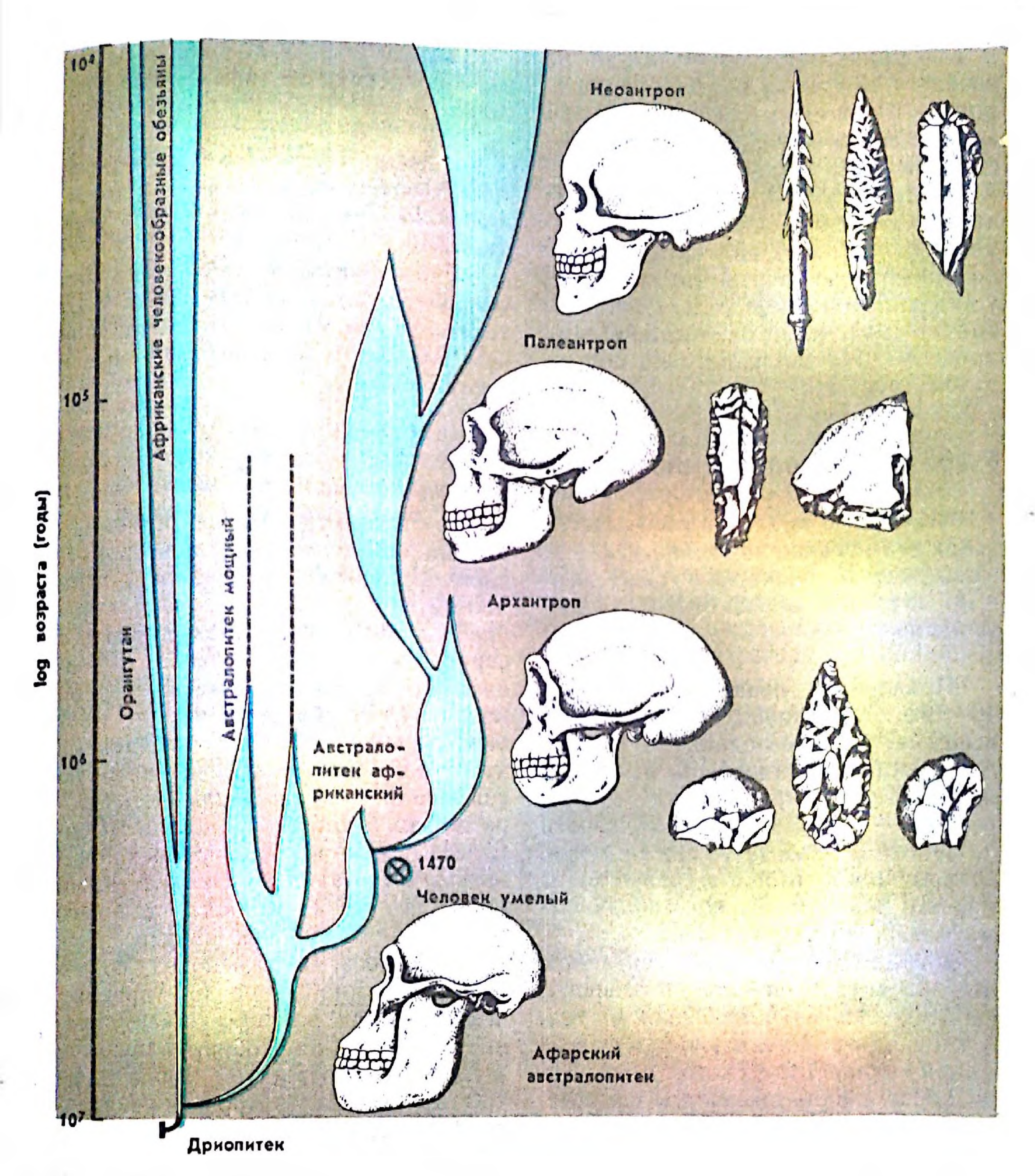


Рис. 215. Эволюция гоменид

что-то вроде культа пещерного медведя: во многих пещерах Европы нашли сотни медвежьих черепов и длинных костей, аккуратно сложенных в ниши и «ящики» из каменных плит.

С палеантропами связано несколько нерешенных вопросов. Переходные формы между ними и архантропами найдены на юге Франции (грот Араго, около 200 тыс. лет)

и в Африке. Но уже близкие по возрасту формы из Европы (Эрингсдорф, Штейгейм) выглядят очень «современно» — у них более высокий свод черепа, менее покатый лоб. А самые поздние, «классические» неандертальцы Южной и Центральной Европы, наоборот, самые звероподобные — все черты палеантропов у них как бы подчеркнуты. Создается впечатление, что не они были нашими предками. Их эволюция шла другим путем (рис. 215).

Палеантропы были вытеснены людьми современного типа — *неоантропами.*

? 1. Дайте характеристику архантропам. Какие прогрессивные по сравнению с австралопитеками черты вы можете назвать у архантропов.

2. Какие более прогрессивные черты строения приобрели палеантропы и какие особенности в их образе жизни говорят об их более высоком уровне развития по сравнению с архантропами?

§ 78. Люди современного типа

Появление неоантропов — Место основных этапов антропогенеза — Современный человек — Современный человек: конец биологической эволюции

Появление неоантропов. 38—40 тыс. лет назад палеантропов, выделившихся в подвид H. sapiens neandertalensis (человек разумный неандертальский), сменил другой подвид — H. sapiens sapiens (человек разумный разумный). Иногда людей современного типа, в отличие от палеантропов, называют *сапиентными* или просто *сапиенсами.*

До недавнего времени считалось, что неоантроп явился в Европу, скорее всего, из Азии около 40 тыс. лет назад и стремительно уничтожил людей неандертальского типа. Но действительность оказалась сложнее.

Культуру скребел и наконечников везде связывали с палеантропами. Но и люди современного типа в середине каменного века (в среднем палеолите) широко использовали те же орудия. А неандертальцы, наоборот, в ряде мест применяли более совершенную технику. По-видимому, палеантропы не только заимствовали новую технику выделок каменных орудий, но и могли совершенствовать свою. Сравнительно недавно антропологи обнаружили культуру скребел и наконечников, характерную для европейских неандертальцев, и назвали ее *мустье* (по месту первой находки). Во Франции в ряде мест она сменилась более совершенной культурой *шательперрон,* которую связывали с пришельцами-неантропами. Но в той же Франции (Сен-Сезер) орудия шательперронской культуры были найдены со скелетными остатками неандертальца, жившего недавно — 35 тыс. лет назад.

Оказалось, что человек современного типа гораздо древнее, чем считалось раньше. Самые древние находки снова обнаруживаются в Африке — возраст 90, 100 и даже 130 тыс. лет. Палеантропы и неантропы сосуществовали по меньшей мере 100 тыс. лет. Новые методы определения возраста горных пород все более «удревняют» людей современного типа.

Другие факты древности нам дает молекулярная генетика. В последнее время усиленно изучают ДНК митохондрий — их маленький геном по-

зволяет быстро получить данные по изменчивости. Результаты исследований дали возможность решить давний спор о времени и месте происхождения современного человека.

Данные по полиморфизму митохондриальных ДНК (мт-ДНК) свидетельствуют, что митохондрии человека современного типа происходят от митохондрий женщины, жившей в Африке немногим более 200 тыс. лет назад (митохондрии наследуются матроклинно, т. е. через яйцеклетки). К сожалению, мы не знаем состава митохондрий неандертальцев. За этой гипотетической праматерью закрепилось прозвище «митохондриальная Ева». Кроме того, оказалось, что полиморфизм мт-ДНК у коренного населения к югу от Сахары гораздо выше, чем таковой у населения Европы, Азии и Австралии. Из этого следует, что по крайней мере люди современного типа (сапиентные) происходят от незначительных по объему популяций, покинувших Африку. Снижение уровня генетического полиморфизма в результате резкого снижения численности популяции получило у генетиков образное название «эффекта бутылочного горлышка»; сейчас описано много подобных случаев. Например, у американских индейцев обеднена аллельная система групп крови *AB*0 — у всех у них 0-группа, поэтому они универсальные доноры. Роль «бутылочного горлышка» в данном случае сыграл Берингов пролив, вернее перешеек, существовавший на его месте во время перехода немногочисленных племен первых охотников из Азии на Аляску. Для африканских популяций эту роль сыграли Суэцкий перешеек, Гибралтар, возможно, перешеек, разделявший Средиземное море на месте современных Сицилии и Италии. Во всяком случае скелетные остатки неантропов из Южной Франции и Северной Италии иногда обнаруживают негроидные черты.

Место основных этапов антропогенеза. Большинство исследователей считают, что практически все этапы происхождения человека: примитивных обезьян от лемуроподобных предков, высших, человекообразных обезьян, австралопитеков, человека умелого, архантропов и, наконец, человека разумного — и неандертальского, и сапиентного типа — прошли на территории Африки, хотя все стадии, кроме, может быть, австралопитеков, успевали расширить свой ареал на восток, до берегов Тихого океана. Однако только неоантропы оказались способными проникнуть в Америку и Австралию.

Некоторые антропологи полагали, что ряд стадий антропогенеза осуществляется в Центральной и Южной Азии. Однако доводы их сейчас не кажутся убедительными. Об африканском происхождении человека свидетельствует не только древность находок с этого континента, но и анализ мт-ДНК. Вряд ли в будущем картина существенно изменится, хотя в родословной человека есть еще не расшифрованные места, например переход от стадии дриопитеков к австралопитекам и от человека умелого — к архантропам.

Загадкой остается череп существа, жившего в Экваториальной Африке 2 млн. лет назад, в эпоху человека умелого. Пока ему присвоили только порядковый номер — 1470 (рис. 216). Этот череп с тонкими костями, без надбровных валиков, с высоким лбом, да и объем (777 см^3) содержавшегося в нем мозга был выше, чем у H. habilis. Черепа архантропов и палеантропов гораздо более обезьяноподобны. Возможно, на всех стадиях антропогенеза вы-



Рис. 216. Череп № 1470 (объяснение в тексте)

щеплялись более сапиентные формы, как бы опережающие время, но они поглощались в результате скрещивания с прочими членами популяции. Лишь у ранних африканских палеантропов «сапиентные» гены накопились в популяциях в достаточном количестве, поэтому смог сформироваться окончательно тот тип черепа, который характеризует каждого из нас.

Неясно также, в каком родстве находится современный человек с загадочными гигантопитеками и мегантропами. Их огромные зубы, реже обломки других костей находили в Юго-Восточной Азии. По-видимому, они были современниками архантропов, но, возможно, прожили и дольше. По одной точке зрения, они были крупнее гориллы, до 3 м ростом. По другой — крупными у них были только зубы: ведь и поздние мощные австралопитеки отличались непропорционально большими зубами.

Современный человек: конец биологической эволюции. Первой научно исследованной находкой человека современного типа был обезглавленный скелет, найденный в Уэлсе (Англия) в 1823 г. Это было погребение: покойника украсили раковинами и посыпали красной охрой, впоследствии осевшей на костях. Скелет сочли женским и назвали «Красная леди» (через 100 лет он был признан мужским). Но наиболее известны более поздние находки (1868) в гроте Кро-Маньон (Франция), по которым всех древних людей часто не совсем точно называют *кроманьонцами* (рис. 217).

Это были люди высокого (170—180 см) роста, практически не отличающиеся от нас, с крупными, грубовато-красивыми чертами широких лиц (рис. 218). Сходный антропологический тип до сих пор встречается у ныне живущих людей на Балканах и Кавказе. Впоследствии остатки людей подобного типа находили во многих местах Европы, в нашей стране от крымских пещер до Сунгиря близ г. Владимира (рис. 219).

В древности человечество было не менее разнообразно, чем сейчас. Наряду с кроманьонцами, порой рядом с ними, в Европе и Азии обитали представители иных форм.

Неоантропы жили в эпоху так называемого верхнего палеолита. Как и неандертальцы, они использовали для жилья не только пещеры. Из стволов деревьев, мамонтовых костей и шкур, а в Сибири даже из каменных плит они строили хижины. Орудия их становятся более совершенными, кроме камня при их выделке используются рог и кость. Человек современного типа рисовал на стенах пещер великолепные фрески, изображавшие промысловых животных: лошадей, мамонтов, бизонов (вероятно,

для каких-то магических обрядов), украшал себя ожерельями, браслетами и кольцами из ракушек и мамонтовой кости; одомашнил первое животное — собаку.

По-видимому, кроманьонцы и жившие в то же время другие люди по развитию высшей нервной деятельности практически ничем не отличались от нас. На этом уровне биологическая эволюция человека завершилась. Прежние механизмы антропогенеза перестали действовать.

Каковы были эти механизмы? Напомним, что род Homo ведет начало от австралопитеков — фактически обезьян, но с двуногой походкой. Ни одна обезьяна, перешедшая

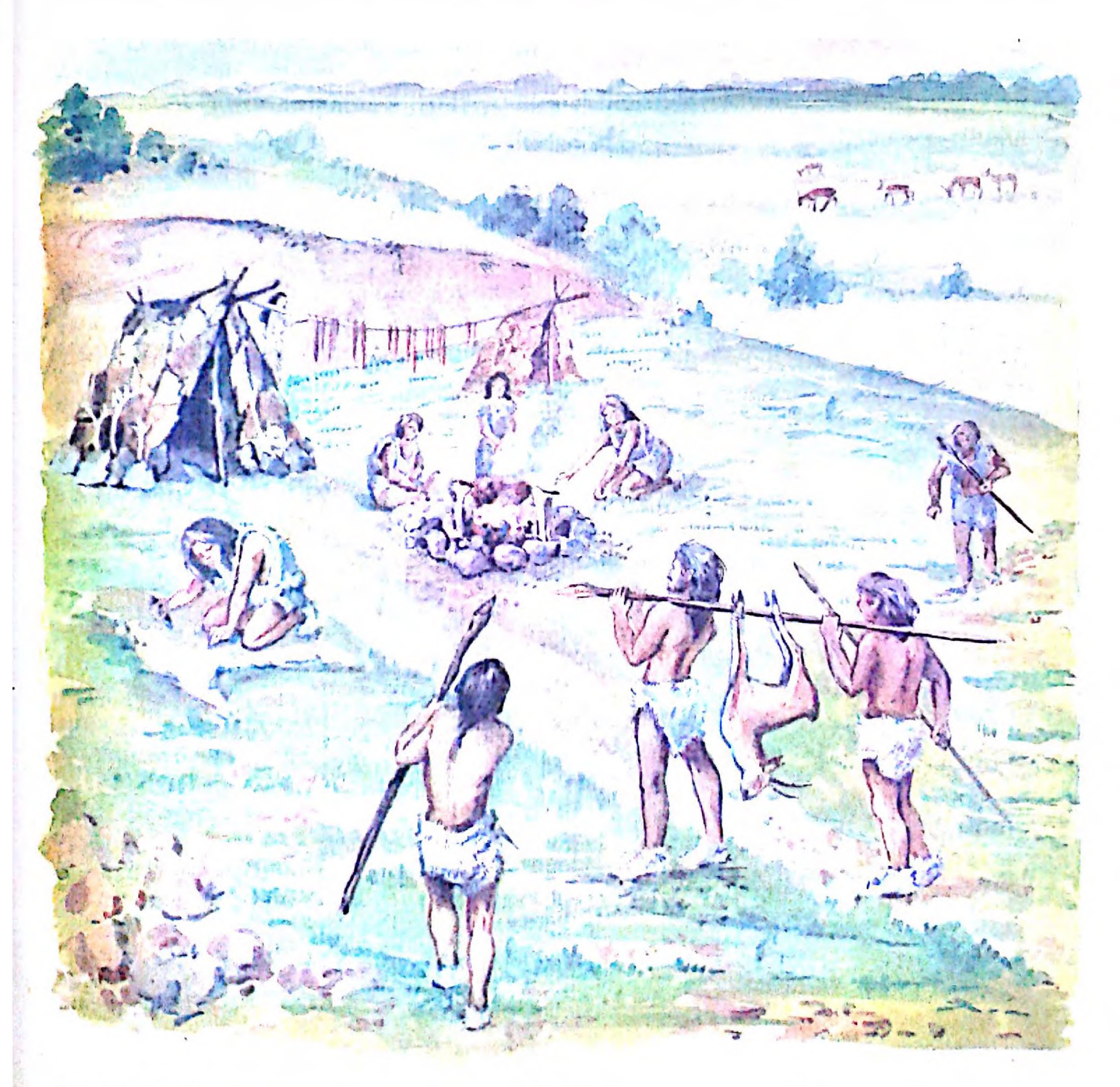


Рис. 217. Люди современного типа — кроманьонцы

с деревьев на землю, этого не сделала. Но и ни одна, кроме наших предков, не сделала основным орудием защиты и нападения сначала подобранные в природе, а затем искусственно сделанные орудия. Вот почему главным фактором антропогенеза считают естественный отбор на лучшую орудийную деятельность. Именно это и имел в виду Ф. Энгельс, отметивший, что человека создал труд.

В результате жесткого отбора самых умелых мастеров и искусных охотников сложились такие достижения антропогенеза, как крупный и сложно устроенный головной мозг, кисть руки, пригодная для самых тонких трудовых операций, совершенная двуногая походка и членораздельная речь. Важно подчеркнуть и то обстоятельство, что человек с самого начала был общественным животным — уже австралопитеки, судя по всему, жили стаями и лишь потому были способны, например, добить ослабленное или раненое животное и отбиться от нападения крупных хищников.



Рис. 218. Кроманьонец (реставрация М. М. Герасимова).

Ожерелье — кости и зубы животных, нанизанные на тонкий ремешок, — воспроизводит украшение, которое было в ходу 30—20 тыс. лет назад





Все это привело к тому, что на стадии неоантропов такие мощные факторы эволюции, как естественный отбор и внутривидовая борьба, потеряли значение и заменились социальными. В результате биологическая эволюция человека почти прекратилась. Человек в основных чертах уже не меняется, он лишь переделывает окружающую среду вокруг себя, а не приспосабливается к ней.

Однако социальная структура человеческого общества не изолировала полностью человека от природы. Древний человек был в этом отношении гораздо уязвимее нас: ему приходилось постоянно иметь дело с опасными хищниками, паразитами, болезнями, периодическими голодовками, жарой, а на севере и с холодом, от которого едва спасали огонь и меховая одежда. В первобытных обществах продолжали идти те же генетические процессы, что и в популяциях других животных. Все это привело к возникновению наследственных внутривидовых группировок, которые французский ученый Ф. Бернье в 1684 г. назвал *расами*.



Рис. 219. Верхнепалеолетические люди со стоянки Сунгирь (реконструкция): взрослый мужчина, девочка, подросток

1. Какими современными методами определяют время существования предковых форм человека?

2. Какие данные могут говорить о высоком развитии высшей нервной деятельности кроманьонцев и об окончании биологической эволюции человека?

3. На основании каких исследований ученые определяют центры происхождения человека?

§ 79. Расы современного человека

Основные расы человека — Время и место возникновения человеческих рас — Механизм расогенеза — Ложная теория расизма

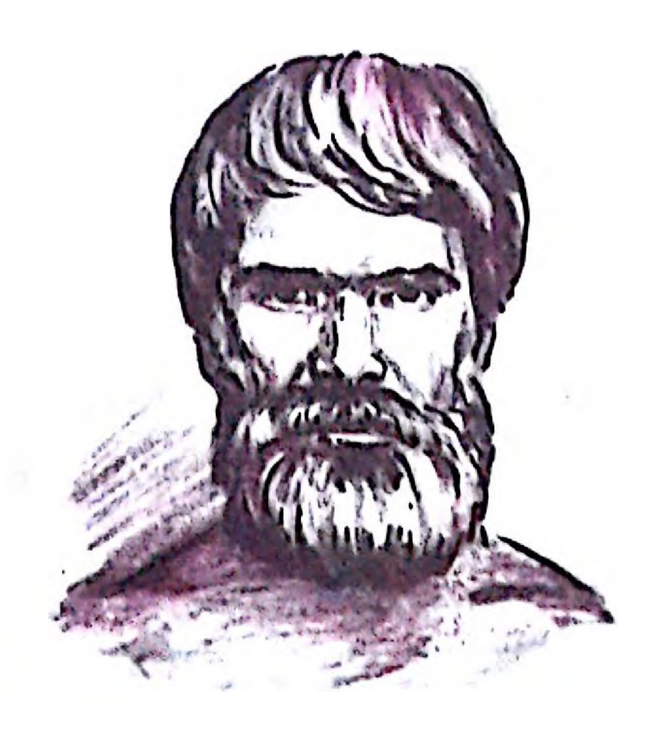
Основные расы человека. В каждой популяции можно найти людей, отличающихся по многим признакам: росту и массе, чертам лица, окраске кожи и волос. Это индивидуальная изменчивость. Признаки рас характеризуют не отдельного человека, а целую общность, обычно связанную с определенным районом обитания. Общеизвестны три главные расы: европеоидная, монголоидная и негроидная (их еще называют *стволами*).

Европеоиды — люди, как правило, с прямыми или волнистыми, часто светлыми волосами, со светлой кожей. Борода и усы у них обычно сильно растут, лицо узкое, с выступающим носом (т. е. профилированное), ширина носа невелика, ноздри параллельны друг другу. Глаза расположены горизонтально, складка верхнего века отсутствует или развита слабо, челюстная часть лица не выступает вперед (ортогнатный череп), губы обычно тонкие. Сейчас европеоиды обитают на всех материках, но сформировались они в Европе и Передней Азии.

Монголоиды имеют чаще всего жесткие, прямые и темные волосы. Кожа у них темнее, с желтоватым оттенком, борода и усы растут слабее, чем у европеоидов. Лицо широкое, уплощенное, скулы сильно выступают, нос, наоборот, уплощен, ноздри расположены под углом друг к другу. Очень характерны глаза: они часто узкие, внешний угол глаз чуть выше внутреннего (раскосость). Верхнее веко у типичных закрыто кожной складкой, порой до самых ресниц, имеется эпикантус (складка во внутреннем крае глаза, прикрывающая слезный бугорок). Губы средние по толщине. Эта раса преобладает в Азии.

Негроиды — люди с курчавыми черными волосами, с очень темной кожей и карими глазами. Борода и усы, как и у монголоидов, растут слабо. Лицо узкое и низкое, нос широкий. Глаза широко открытые, складка верхнего века развита слабо, эпикантус у взрослых обычно отсутствует. Характерно также выступание челюстной части лица (прогнатный череп). Губы обычно толстые, нередко вздутые. Классические негроиды живут в Африке. Схожие люди встречаются по всему экваториальному поясу Старого Света.

Однако не все группы человечества можно разделить по трем основным стволам. В первую очередь выпадают американские индейцы. По традиции их часто относят к монголоидам. Но эпикантус у взрослых индейцев редок, а лицо, с орлиным выступающим носом, профилировано так же, как у европеоидов. Вот почему выделяют отдельную расу *америндов*. То же можно сказать об обитателях







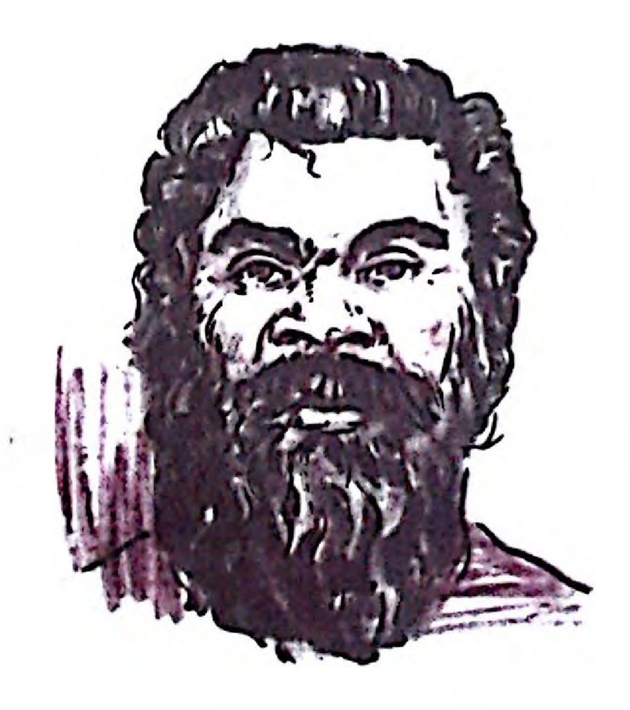




Рис. 220. Представители основных рас: *слева направо* — северный русский, монгол, африканец, австралиец и североамериканский индеец

Австралии и близлежащих островов. Они темнокожи, но волосы у типичных австралийских аборигенов не курчавые, а волнистые, борода и усы растут обильно, а по строению зубов, составу крови, пальцевым узорам они оказываются ближе к монголоидам.

Таким образом, следует выделить не три, а пять основных рас (рис. 220). Кроме того, каждый из стволов можно разделить на много группировок. Известно, что южане, жители Южной Европы, чаще всего брюнеты, среднего роста. А на севере Европы обитают высокие, светловолосые и голубоглазые люди. Разнородны и монголоиды, даже если исключить америндов. Внешность, например, вьетнамца отличается от внешности бурята, а китайца от киргиза. Негроиды также отличаются друг от друга. Среди них известны самые маленькие люди нашей Земли — пигмеи бассейна р. Конго (141 см в среднем у взрослых мужчин) и самые высокие, живущие у оз. Чад (182 см). Австралоиды не менее разнообразны: иногда у них бывают курчавые волосы, цвет кожи, профилированность лица и другие признаки варьируют не менее сильно.

В результате антропологи выделяют несколько десятков человеческих рас — так называемых рас второго и третьего порядка. Точную цифру назвать невозможно, тем более что многие такие группировки сливаются, исчезают или, наоборот, возникают. Это так называемые *контактные группы*. Например, в нашей стране около 45 млн. населения относится к переходному европеоидно-монголоидному типу. Можно сказать, что сейчас, в эпоху интенсивных контактов между народами и отмирания расовых предрассудков, практически нет «чистых» рас.

Время и место возникновения человеческих рас. По-видимому, по крайней мере три основных ствола возникли очень давно. Об этом свидетельствуют находки в Африке черепов негроидного типа, в Азии — монголоидного. Европейские кроманьонцы, в свою очередь, были европеоидами. В последнее время близость рас исследовали методами биохимической генетики — по частоте встречаемости аллельных форм ферментов и других белков. По этим данным получается, что общий предок всех рас жил около 90—92 тыс. лет назад. Именно тогда произошло разделение двух стволов — *большого монголоидного* (включая америндов) и *европеоидно-негроидного* (включая австралоидов). Австралийцы проникли на свой материк около 50 тыс. лет назад. По-видимому, они сохранили больше черт общего нашего предка. Разделение европеоидов и негроидов произошло около 40 тыс. лет назад, причем долгое время они обитали совместно: на стоянке Маркина гора вблизи Воронежа вместе с черепами кроманьонцев найден череп с явными австралоидными чертами. Миграция австралоидов на материк, давший им название, оставила следы в Южной Индии, на Шри-Ланке (Цейлон), Индонезии и других островах Индийского океана (популяции веддов, веддоидов).

Раса монголоидов также формировалась долго. Еще не обладавшие всем набором монголоидных черт древние охотники проникли из Азии в Северную, а затем Южную Америку. По-видимому, было три волны миграций, приведших к возникновению америндов: палеоиндейская (40—16 тыс. лет назад, последние данные «удревняют» эту дату до 70 тыс. лет), языковая группа на-дене (ее языки обнаруживают до сих пор определенное сходство с языками древнего населения Сибири — 12—14 тыс. лет назад) и эскалеутская (около 9 тыс. лет назад, давшая начало эскимосам и алеутам). Только участники первой, палеоиндейской волны проникли в Южную Америку. Это лишь самая общая, грубая схема

возникновения рас. Многое в ней еще придется уточнять.

На протяжении многих лет в антропологии шли споры: произошла ли каждая раса в одном месте (*моноцентризм*, рис. 221) или же в разных, независимо друг от друга (*полицентризм*, рис. 222)? Более решительные исследователи предполагали, что каждая раса ведет начало от «своих» неандертальцев или даже архантропов. Высказывалось мнение, что вид человек разумный возникал в разных местах независимо и даже от разных видов обезьян. Последняя точка зрения уже не принимается всерьез. Исключено, чтобы процесс эволюции несколько раз приходил к одинаковому результату. Сторонники полицентризма указывали, что китайские архантропы (синантропы) имели признаки, например лопатовидные резцы, сближающие их с монголоидами. Но такие резцы имели все палеантропы, в том числе и европейские неандертальцы. Логичнее считать, что это древний признак, потерянный европеоидами и негроидами.

Сейчас моноцентризм считается более обоснованным. Иное дело, что многие расовые группировки человека оказались искусственными, в них объединялись неродственные популяции. Например, негроидов и австралоидов объединяли в общую экваториальную расу. На всем протяжении тропического пояса в условиях влажных джунглей, от бассейна р. Конго до Индонезии, возникали карликовые племена. Сейчас считают, что они возникли независимо, может быть, вследствие дефицита микроэлементов. Но было мнение, что это остатки древней расы негриллей, ранее распространенной по всей экваториальной зоне.

В антропогенезе проблема поли- и моноцентризма не единственная,

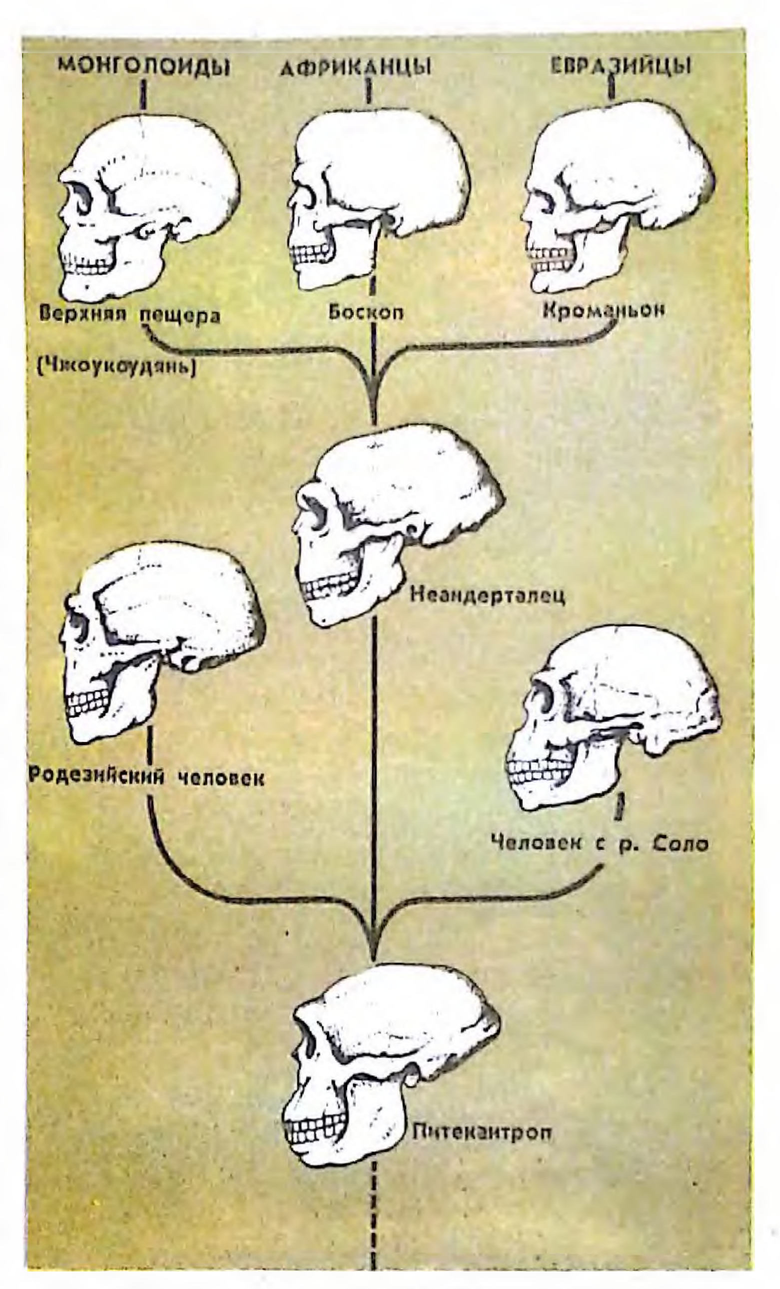


Рис. 221. Схема моноцентрического происхождения рас

она примыкает к другой, более важной — причинам возникновения человеческих рас, механизмам расогенеза.

Механизмы расогенеза. Из глав, посвященных эволюции и генетике, вы знаете, что существуют два основных механизма изменения генного состава (генофонда) популяций — естественный отбор и генетико-автоматические процессы (дрейф генов). Отбор сохраняет и распространяет в популяции приспособительные, адаптивные признаки,

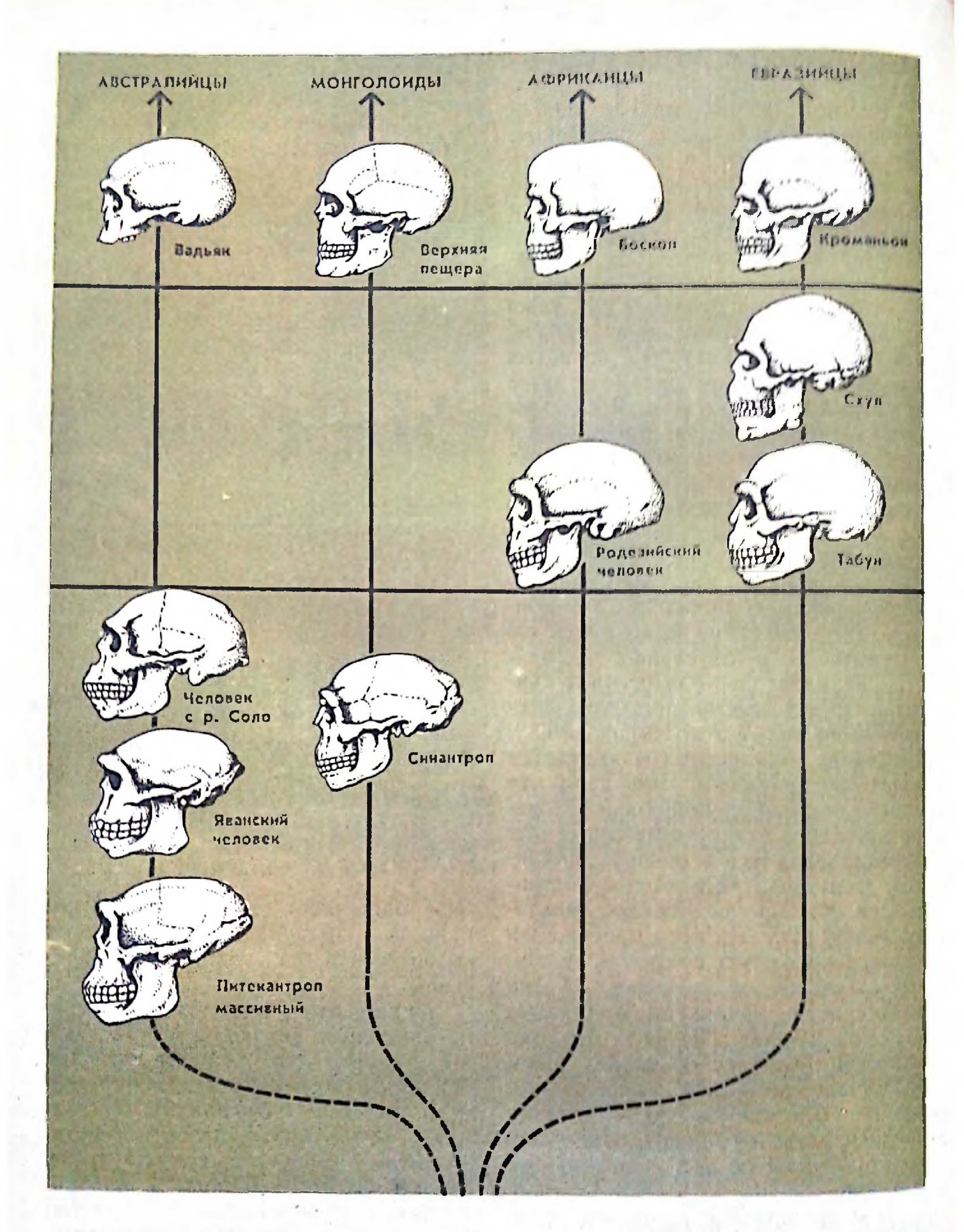


Рис. 222. Схема полицентрического происхождения рас

дрейф генов в малых популяциях может закрепить признаки нейтральные, не повышающие и не понижающие в данных условиях вероятность оставить потомство.

Оба этих механизма действовали и при возникновении рас человека, но роль каждого из них до сих пор остается неясной. Многие признаки рас, несомненно, приспособительные. Темная кожа негроидов, например, имеет важную функцию защиты от лучей тропического солнца. В опытах показано, что обжечь ее ультрафиолетовыми лучами можно только при дозе в 10 раз более высокой, чем для светлой кожи европеоидов. Также приспособительны курчавые волосы, образующие как бы естественный теплоизолирующий шлем на голове, и многое другое.

Адаптивное значение признаков европеоидной расы не столь наглядно. Светлая кожа, светлые глаза, светлые и прямые волосы — признаки рецессивные по отношению к доминантным — темной коже, курчавым и темным волосам. Поэтому вполне вероятно допустить, что при заселении Европы малыми по численности популяциями древних людей, по внешности схожих с австралоидами, в результате близкородственных браков возникали и закреплялись рецессивные гомозиготы. Этот механизм предложил Н. И. Вавилов, обнаруживший сходные процессы в изолированных популяциях кудистанцев (кафиров) в горном Афганистане. Отсюда следует, что, с одной стороны, черты европеоидов сформировались в результате генетико-автоматических процессов (дрейфа генов). Но, с другой стороны, сильно пигментированная кожа препятствует проникновению ультрафиолетовых лучей, под действием которых синтезируется противорахитичный витамин D. Поэтому на севере она оказывается вредной. Можно сказать, что дрейф генов может изменять черты популяции, если ему не препятствует отбор.

Приспособительные, адаптивные, признаки порой возникают независимо у разных рас. Например, по всему тропическому поясу распространены аллели аномальных гемоглобинов, в гомозиготном состоянии приводящие к анемии, но в гетерозиготном обеспечивающие иммунитет к малярии. Второй пример подобного рода — фермент щелочная фосфатаза эритроцитов. Хотя температура внутренних органов у нас постоянна и близка к 37°С, эритроциты значительную часть своего четырехмесячного существования проводят в тонких сосудах — капиллярах покровов тела, а они могут быть охлаждены или перегреты. Известны три формы фосфатазы: нормальная, для действия которой оптимальная температура 37°С, «теплая» (оптимум чуть выше) и «холодная» (чуть ниже 37°С). Частота гена «холодной» формы фосфатазы возрастает с широтой (на каждые 20°с. ш. увеличивается на 10%), достигая максимума у народов северных широт — саамов (лопарей) Скандинавии, алеутов, эскимосов, индейцев-атапасков и народностей нашего Севера, кроме якутов и эвенов, пришедших в высокие широты сравнительно поздно.

То же можно сказать и о морфологических признаках. Особенности строения глаз монголоидов позволяют заключить, что это приспособление против пыльных и песчаных бурь, частых в азиатских степях и пустынях. Но у негроидов юга Африки — бушменов пустыни Калахари также образуются складка верхнего века и эпикантус. У некоторых племен Тропической Америки (например, у племени сирионо в Бразилии и Бо-

ливии) возникают темная кожа, волнистые и даже курчавые волосы, широкий нос и утолщенные губы, т. е. признаки негроидов. Такие признаки, как тонкое строение зубов, пальцевые узоры и ряд других, не так тесно связанных с внешней средой, скорее всего закрепляются в популяциях людей и становятся расовыми признаками в результате дрейфа генов.

Человечество изменяется и сейчас, особенно широко распространены процессы грацилизации и акселерации. *Грацилизация* — снижение общей массивности скелета — связана в основном с тем, что человек все меньше занимается физической, мускульной работой. Параллельно идет процесс *акселерации* — ускорения развития всего организма. Теперь у грудных детей раньше удваивается масса, на год раньше, чем в прошлом веке, сменяются молочные зубы на постоянные, за последние 100 лет подростки 14—16 лет стали на 15—16 см выше.

Все эти изменения идут параллельно у представителей разных рас. Сами расы постепенно теряют характерные для них наборы признаков. Это объясняется тем, что все больше и больше людей как бы изолируется от внешней среды, переходя на жизнь в городах и благоустроенных поселках. Сейчас в городах живут и работают в одинаковых условиях, при «комнатной» температуре более трети населения мира (в Америке свыше 70%). В таких условиях расовые признаки перестают быть адаптивными, отбор мало действует. Генетико-автоматические процессы играют важную роль при малых численностях популяций (менее 400 размножающихся особей). Уже сейчас эта величина выше и с отмиранием расовых, национальных и сословных предрассудков продолжает расти. Результатом, по-видимому, явится слияние всех рас в единую, всепланетную, хотя на это уйдет сотни и тысячи лет.

Ложная теория расизма. Вид человек разумный — вид полиморфный. Однако внутривидовая изменчивость не затрагивает именно те признаки, по которым человек отличается от обезьян и животного мира вообще: у представителей всех рас имеются сложный мозг, развитая рука и речь, делающая их одинаково способными к познанию больших объемов информации, творческой и трудовой деятельности. Все это делает несостоятельными попытки считать ту или иную расу выше, совершеннее других. Такие попытки делались давно. Испанские завоеватели Южной и Центральной Америки пытались оправдать зверское истребление индейцев тем, что они происходят не от Адама и Евы, а следовательно, не люди (примитивный полицентризм). Впоследствии якобы существующую неполноценность других народов пытались основывать на научных данных (неправильно истолкованных или просто ложных). При этом часто делали умышленно грубую ошибку: отождествляли народы с расами. На деле нет китайской, русской, немецкой, еврейской расы — есть раса восточных монголоидов, северные и южные ветви европеоидной расы и т. д. Каждый достаточно большой народ разнороден по расовому составу. К тому же сейчас бессмысленно говорить о «чистых» расах, таковых на Земле уже нет, и одна группировка людей, как правило, постепенно переходит в другую.

Современный расизм ничего не имеет общего с настоящей наукой и поддерживается лишь реакционными кругами с политическими целями.

1. По каким признакам шло разделение человечества на расы?

2. Дайте характеристику основным расам человека.

3. Каковы перспективы эволюции рас на планете?

4. По каким данным определяется время и место формирования рас по существующей теории?

5. Какие механизмы лежат в основе формирования рас? Какие науки могут оказать помощь в изучении этого вопроса?

6. На какие факты будете опираться, доказывая ложность теории расизма?

Глава XIV. ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

Основные продовольственные ресурсы создаются посредством культивирования сельскохозяйственных растений, полезных штаммов микроорганизмов, разведения домашних животных.

Начало сельскохозяйственной деятельности было положено примерно 10 тыс. лет назад, когда человек перешел к оседлому образу жизни, начал осваивать новые территории, приступил к культивированию ряда растений и содержанию животных. Переход от охоты на диких животных и собирательства растений к заселению удобных для земледелия территорий имел огромное значение в истории человечества, в истории формирования государств. Этот период можно считать и началом селекции, выражающейся в отборе лучших экземпляров животных и растений для их воспроизводства под контролем человека.

§ 80. Селекция как процесс и как наука

Определение селекции — Одомашнивание как первый процесс селекции — Центры происхождения культурных растений — Происхождение домашних животных и центры их одомашнивания

С переходом к оседлому образу жизни человек поставил свое благополучие в полную зависимость от ограниченного набора видов растений и животных. Отсюда и исходит необходимость постоянно улучшать культивируемые растения и домашних животных, делать их более продуктивными, т. е. необходимость заниматься селекцией растений и животных, а позднее и микроорганизмов.

Что такое селекция. Термин «селекция» происходит от латинского слова selectio — отбор. Говоря о селекции, имеют в виду два значения: 1) процесс создания сортов растений, пород животных, штаммов полезных микроорганизмов; 2) науку, разрабатывающую теорию и методы создания сортов растений, пород животных и штаммов полезных микроорганизмов. Теоретическая база селекции — генетика. Итогом селекционного процесса являются сорт, порода, штамм. Сорт растений, порода животных, штамм микроорганизмов — это совокупность организмов, созданных человеком в процессе селекции и имеющих определенные наследственные свойства. Все организмы, составляющие эту совокупность, имеют сходные наследственно закрепленные особенности, однотипную реакцию на условия среды. Приведем два примера.





Рис. 223. Резкие отличия в экстерьере собак таксы (*вверху*) и борзой (*внизу*) — результат селекции

Породы собак такса и борзая относятся к одному виду, но в результате селекции приобрели очень характерные особенности (рис. 223). Сорта пшеницы делятся на яровые и озимые. Первые высеваются весной, вторые — осенью. Если мы сделаем наоборот, то не получим урожая. Внешне яровые и озимые сорта пшеницы могут быть очень сходными, но главное их различие — в реакции на температурные и фотопериодические условия среды.

Как наука селекция окончательно оформилась благодаря трудам Ч. Дарвина. Он проанализировал огромный материал по одомашниванию животных и введению в культуру растений и на этой основе создал учение об искусственном отборе.

Селекция как процесс представляет собой специфическую форму эволюции, подчиняющуюся общим закономерностям. Главная отличительная особенность селекции как процесса состоит в том, что естественный отбор заменен на искусственный, проводимый человеком. Это и позволило Н. И. Вавилову дать емкое и образное определение селекции как процесса. Он писал, что селекция представляет собой «эволюцию, направляемую волей человека». Следовательно, селекция есть важнейший род практической деятельности человека, итогом которой и стали все имеющиеся сегодня сорта культурных растений, породы домашних животных и штаммы полезных микроорганизмов.

Основными разделами селекции как науки являются: 1) учение об исходном материале; 2) учение о типах и источниках наследственной изменчивости; 3) учение о роли среды в развитии признаков и свойств; 4) теория искусственного отбора.

Одомашнивание как первый этап селекции. Культурные растения и домашние животные произошли от диких предков. Этот процесс называют *одомашниванием* или *доместикацией*. Важнейшей движущей и направляющей силой одомашнивания служит искусственный отбор. На самых ранних этапах одомашнивания, уходящих на тысячелетие в глубь истории, искусственный отбор был бессознательным. Первые попытки одомашнивания начинались, вероятно, со случайного выращивания

диких животных. Только те из них, которые оказались способными контактировать с человеком и существовать в условиях неволи, выживали. Следовательно, на первых этапах одомашнивания особую роль могла сыграть селекция животных по поведению.

Отечественный генетик и эволюционист Д. К. Беляев предположил, а затем со своими коллегами экспериментально показал, что отбор по поведению был одним из важнейших факторов резкого повышения изменчивости на начальных этапах одомашнивания животных. Выяснилось, что селекция по поведению не ограничивается изменением самого поведения. Параллельно изменяются многие жизненно важные функции и процессы. Происходит перестройка такой строго стабилизированной системы организма, как репродуктивная. Например, у селекционируемых по поведению лисиц наблюдается переход от однократного размножения в году к двукратному, изменяется характер линьки, меняется фотопериодическая реакция, появляется большое количество морфологических признаков, очень похожих на те, что известны для других одомашненных животных (окраска тела, форма ушей, хвоста и т. д.). Громадное разнообразие, закономерно возникающее на первом этапе одомашнивания животных, послужило основой для создания пород животных, резко отличающихся как от диких предков, так и друг от друга.

Итак, на первых этапах введения в культуру растений и одомашнивания животных основным направлением селекции был отбор на способность размножаться в условиях искусственного содержания, т. е. под контролем человека. Среди животных оставлялись на потомство только те, которые могли размножаться в неволе и контактировать с человеком. Среди злаковых растений человек отбирал только те, которые были способны сохранить семена в колосе, т. е. не осыпались, как это характерно для «дикарей».

Таким образом, на первых этапах бессознательного отбора в процессе одомашнивания растений и животных не ставилась цель улучшить отдельные показатели продуктивности. Наиболее полный анализ этого этапа селекции дан в классических трудах Ч. Дарвина «Происхождение видов» и «Изменение животных и растений в домашнем состоянии».

Из громадного числа видов лишь очень ограниченное их число введены в культуру и одомашнены. Из 250 тыс. видов высших растений человек использует для своих целей порядка 3 тыс. видов и только 150 видов ввел в культуру, причем некоторые из них совсем недавно. Так, сахарную свеклу и подсолнечник стали возделывать только в XIX в., а мяту — в XX в. Из многих тысяч видов позвоночных животных человек одомашнил только около 20 видов.

Из растений первыми были введены в культуру хлебные злаки: ячмень, просо, сорго, рожь, рис и пшеница.

Давно подверглись одомашниванию собака, овца, коза, затем тур, лошадь, свинья, лама, индейка, тутовый шелкопряд и совсем недавно лисицы, норки, соболи и другие животные.

Центры происхождения культурных растений. Важнейший раздел селекции как науки — учение об исходном материале. Фактически он разработан выдающимся советским генетиком и селекционером Н. И. Вавиловым и подробно изложен в его работе «Центры происхождения культурных растений».

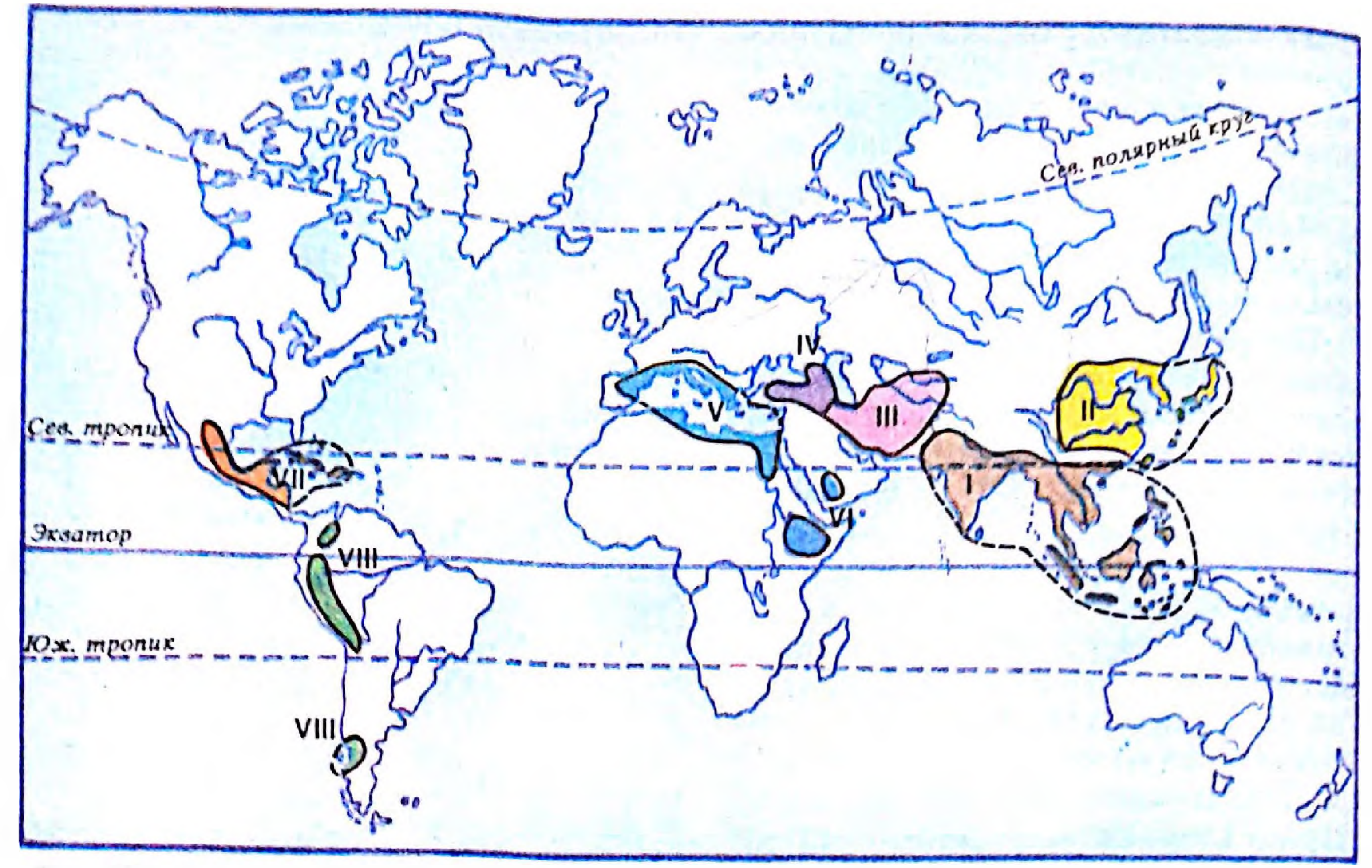


Рис. 224. Карта основных географических центров происхождения культурных растений:

I — Индийский центр; II — Южнокитайский; III — Среднеазиатский; IV — Переднеазиатский; V — Средиземноморский; VI — Абиссинский; VII — Центральноамериканский; VIII — Южноамериканский

Любая селекционная программа начинается с подбора исходного материала. Решая проблему исходного материала, Н. И. Вавилов обследовал земной шар и выявил территории с наибольшим генетическим разнообразием культивируемых растений и их диких сородичей. Вместе с сотрудниками Н. И. Вавилов осуществил в 20—30-е годы более 60 экспедиций по всем обитаемым континентам, кроме Австралии. Участники этих экспедиций — ботаники, генетики, селекционеры — были настоящими охотниками за растениями. В результате огромной и самоотверженной работы они установили и отдельные районы мира, обладающие наибольшим разнообразием генетических форм растений. Таких районов Н. И. Вавилов выделил восемь (рис. 224). Он считал, что районы, где обнаружено наибольшее генетическое разнообразие по тому или другому виду растений, и являются центрами их происхождения. У картофеля максимум генетического разнообразия связан с Южной Америкой, у кукурузы — с Мексикой, у риса — с Китаем и Японией, у хлебных злаков пшеницы, ржи — со Средней Азией и Закавказьем, у ячменя — с Африкой. Эти районы и были отмечены как центры происхождения перечисленных видов. То же самое было сделано и по многим другим видам.

Наряду с открытием мировых центров происхождения культурных растений Н. И. Вавилов и его экспедиции собрали самую крупную в мире коллекцию растений, которая была сосредоточена во вновь созданном

в С.-Петербурге Всесоюзном институте растениеводства, ныне носящем имя Н. И. Вавилова. Эта коллекция в виде семенных образцов постоянно пополняется, воспроизводится на полях опытных станций института и насчитывает в настоящее время более 300 тыс. номеров. Она-то и является тем кладезем исходного материала, которым пользуются все генетики и селекционеры страны, работающие с растениями. Прежде чем начать создание нового сорта растений, селекционер подбирает из мировой коллекции все необходимые для работы образцы, обладающие интересующими его признаками.

Например, селекционер задумал создать для Сибири холодостойкий сорт пшеницы или ржи. Прежде всего он будет изучать в мировой коллекции все холодостойкие сорта, собранные в северных районах Азии, Европы, Америки. После этого он сможет выбрать сорт, наиболее соответствующий его селекционной программе.

Мировая коллекция растений — наше крупнейшее национальное достояние, требующее к себе бережного отношения и постоянного пополнения.

Происхождение домашних животных и центры их одомашнивания. Как свидетельствуют современные данные, центры происхождения животных и районы их одомашнивания связаны — это места древних цивилизаций. В индонезийско-индокитайском центре впервые, по-видимому, были одомашнены собака, свинья, куры, гуси, утки. Причем собака, большинство пород которой происходит от волка,— одно из наиболее древних домашних животных.

В Передней Азии, как полагают, были одомашнены овцы, их предок — дикие бараны муфлоны. В Малой Азии одомашнены козы. Одомашнивание тура, ныне исчезнувшего вида, произошло, вероятно, в нескольких областях Евразии. В результате возникли многочисленные породы крупного рогатого скота. Предки домашней лошади — тарпаны, также исчезнувшие, были одомашнены в степях Причерноморья. Таким образом, для большинства видов домашних животных и культурных растений, несмотря на их огромное разнообразие, обычно удается указать на исходного дикого предка.

? 1. Почему селекцию сравнивают с эволюцией? Какие сходства и отличия вы можете указать?

2. Когда селекция стала не только родом практической деятельности человека, но и наукой?

3. Как можно доказать, что на первых этапах одомашнивания отбор животных по поведению играл центральную роль?

4. Назовите основные центры происхождения культурных растений. Какие растения были одомашнены в этих центрах?

5. Какое значение имеет коллекция семян и плодов, собранная Н. И. Вавиловым?

§ 81. Искусственный отбор

Массовый отбор — Индивидуальный отбор — Комбинационная селекция

Следующим этапом за одомашниванием животных и введением в культуру растений было применение сознательных форм отбора с целью улучшения растений и животных по продуктивным и воспроизводительным функциям, устойчивости к экстремальным факторам среды, бо-

лезням, по качеству получаемой продукции. В селекции выделяют два основных типа отбора — *массовый отбор* и *индивидуальный отбор.*

Массовый отбор. Массовый отбор проводится по внешним, фенотипическим признакам в популяциях растений и животных. Например, перед нами поле люцерны, на котором произрастает 1000 растений. Внимательно обследовав каждое растение в процессе его роста, учтя их продуктивность по семенам и зеленой массе при уборке, мы отобрали 50 лучших по всем показателям. Объединив семена этих отобранных 50 растений, на следующий год закладываем новое поле, на котором ожидаем получить улучшенную по продуктивности и другим признакам популяцию люцерны — этого замечательного высокобелкового кормового растения. Если мы добились улучшения, то можем считать, что массовый отбор по внешним признакам был эффективен. Однако этот тип отбора имеет существенные недостатки, так как мы не всегда по внешним признакам можем определить лучший генотип.

Индивидуальный отбор. По-настоящему революционным этапом в развитии селекции было открытие и введение в процесс создания сортов растений и пород животных индивидуального отбора. Это произошло в середине XIX в., когда знаменитый французский селекционер Ж. Вильморен изложил основные принципы этого типа отбора, главным из которых была оценка отбираемых растений или животных по потомству.

Вернемся к тому же примеру с полем люцерны. Отобрав из тысячи 50 лучших по внешним признакам растений, в случае индивидуального отбора мы не станем объединять их семена, а посеем в следующем году семена каждого из 50 растений отдельно и тем самым оценим по всем признакам каждое из отобранных растений по потомству. Таким образом оценивают генотип отобранного растения, а не только его фенотипические показатели. Если каждое отобранное из популяции по выдающимся показателям растение или животное сохраняет свои показатели и в потомстве, индивидуальный отбор продолжается и в последующих поколениях.

Преимущество индивидуального отбора над массовым заключается в точности оценки генотипа при анализе индивидуальных потомков. Массовый отбор может быть эффективен, когда выделим особи по качественным, просто наследуемым признакам (белый или красный цветок, рогатое или безрогое животное). Но при отборе особей по количественным признакам, сложно наследуемым (количество зерен в колосе пшеницы, жирность молока коровы), где нужна предельно точная оценка генотипа, как показала практика, наиболее эффективен индивидуальный отбор.

Комбинационная селекция. Использование индивидуального отбора открыло эру комбинационной селекции, где основным элементом является скрещивание форм растений и животных, отличающихся по отдельным признакам или по их комплексам. Вслед за этим в расщепляющейся гибридной популяции в течение ряда поколений идет индивидуальный отбор рекомбинантных гомозиготных форм с новыми сочетаниями генов, возникших в процессе скрещивания разных форм и перекомбинирования их генов в процессе мейоза.

Осознание и определение целей комбинационной селекции стало воз-

можным только после переоткрытия законов Г. Менделя и разработки хромосомной теории наследственности Т. Моргана.

Рассмотрим упрощенную схему комбинационной селекции для самоопыляющихся растений, например для пшеницы:

Первый этап — скрещивание между собой двух форм	*P* — родители
Получение гибридов первого поколения	F_1 — гибриды первого поколения
Второй этап — оценка потомств отдов первого поколения повторяющаяся со второго до восьмого поколения	F_2 — потомство гибридов второго поколения F_3 — потомство гибридов третьего поколения
Третий этап — отбор лучших потомков, их оценка и испытания на урожай и другие признаки	Fg — лучшие потомки
Заключительный этап — лучшее потомство становится новым сортом	

Почему ведется отбор до восьмого поколения? На этот вопрос отвечает схема, отражающая повышение уровня гомозиготности при близкородственном скрещивании (рис. 225). При самоопылении к 7—8-му поколениям достигается почти 100-процентный уровень гомозиготности. Конечная цель отбора во многих селекционных программах — получение максимально гомозиготных форм. Все этапы селекционного процесса, вплоть до создания сорта, занимают более 10 лет. Это длительная и трудоемкая работа, далеко не всегда заканчивающаяся успехом.

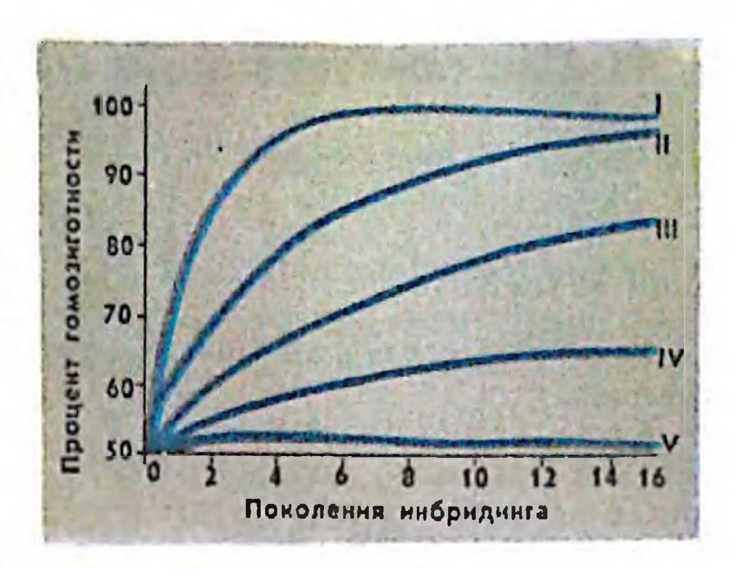


Рис. 225. Процент гомозиготных потомков при систематических скрещиваниях с разной степенью родства:

I — самооплодотворение; II — скрещивание между сибсами; III — скрещивание между двойными (и по матери, и по отцу) двоюродными сибсами; V — скрещивание между тройными сибсами

Для того чтобы новый сорт растений стал достоянием практической деятельности человека, он должен пройти серьезные государственные испытания. Для сравнения в эти испытания берутся лучшие уже используемые сорта, породы, штаммы, и если вновь созданные значительно превышают существующие стандарты, то только после этого принимается решение об их внедрении в практику. Они получают названия или номера, селекционерам выдаются авторские свидетельства. На этом селекционный процесс заканчивается.

?

1. В каких случаях эффективен именно массовый отбор?

2. В чем преимущества индивидуального отбора над массовым?

3. Какова роль генетических знаний в практике селекции?

§ 82. Классические методы селекции

Гетерозис, его использование в селекции — Применение цитоплазматической мужской стерильности — Полиплоидия в селекции растений

Гетерозис, его использование в селекции. Еще в середине XVIII в. И. Кельрейтер, академик Российской Академии, знаменитый ботаник, обратил внимание на тот факт, что в отдельных случаях при скрещивании растений гибриды первого поколения значительно мощнее своих родительских форм. Затем Ч. Дарвин сделал заключение, что гибридизация во многих случаях сопровождается более мощным развитием гибридных организмов. Более высокая жизнеспособность, продуктивность гибридов первого поколения по сравнению со скрещиваемыми формами и выражает смысл явления гетерозиса. Гетерозис может возникать при скрещивании пород у животных, сортов и чистых линий у растений. Известны случаи гетерозиса и при отдаленных скрещиваниях видов и родов растений и животных. Классическим примером гетерозиса при отдаленных скрещиваниях является мул, возникший в результате гибридизации осла и лошади. Это сильное, выносливое животное, широко используемое в экстремальных условиях.

Таким образом, явление гетерозиса как наследственное выражение эффектов гибридизации известно давно. Однако его использование в селекционном процессе началось сравнительно недавно — в 30-е годы нашего века.

Выше мы говорили, что результатом использования отбора, как массового, так и индивидуального, результатом комбинационной селекции являются сорта растений, породы животных. Открытие и понимание явления гетерозиса позволило определить новую категорию селекционного процесса — создание высокопродуктивных гибридов растений и животных.

Новый период в изучении явления гетерозиса начинается в 20-е годы нашего века с работ американских генетиков Шелла, Иста, Хелла, Джонсона. В результате проведенных ими работ у кукурузы путем самоопыления были получены инбредные линии, отличающиеся от исходных растений популяции пониженной продуктивностью и жизнеспособностью, т. е. сильной депрессией. Но когда Шелл скрестил между собой депрессированные линии, то неожиданно для себя получил очень мощные гибриды первого поколения, значительно превосходящие по всем параметрам продуктивности как исходные линии, так и сорта, из которых путем самоопыления были получены линии. С этих работ и началось широкое использование гетерозиса в селекционном процессе.

Чем объясняется явление *гетерозиса*, т. е. *мощность гибридов*, с генетической точки зрения? Генетики предложили для его объяснения несколько гипотез. Наиболее распространенными являются две.

Гипотеза доминирования разработана американским генетиком Джонсоном. В ее основе лежит признание благоприятно действующих доминантных генов в гомозиготном или гетерозиготном состоянии:

$$\frac{\underset{1}{AAbb}\quad\underset{2}{CCdd}}{2} \times \frac{\underset{1}{aaBB}\quad\underset{2}{ccDD}}{2}$$

$$\frac{\underset{1}{Aa}\quad\underset{2}{Bb}\quad\underset{3}{Cc}\quad\underset{4}{Dd}}{4}$$

Если у скрещиваемых форм имеется всего по два доминантных благоприятно действующих гена, то у гибрида их четыре, независимо от того, в гомозиготном или гетерозиготном состоянии они находятся. Это, по мнению сторонников этой гипотезы, и определяет гетерозис гибрида, т. е. его преимущества перед исходными формами.

Гипотеза сверхдоминирования предложена американскими генетиками Шеллом и Истом. В ее основе лежит признание того, что гетерозиготное состояние по одному или многим генам дает преимущество перед гомозиготами по одному или многим генам. Схема, иллюстрирующая гипотезу сверхдоминирования по одному гену, довольно проста. Она свидетельствует о том, что гетерозиготное состояние по гену *Aa* имеет преимущества в синтезе контролируемого геном продукта перед гомозиготами по аллелям этого гена.

Имеется и целый ряд других гипотез гетерозиса. Наиболее интересную из них предложил советский генетик В. А. Струнников — под названием *гипотезы компенсационного комплекса генов.* Ее суть сводится к тому, что при возникновении мутаций, сильно понижающих жизнеспособность и продуктивность организма, при отборе у гомозигот формируется компенсационный комплекс генов, в значительной степени нейтрализующий вредное действие мутаций. Если затем такую мутантную форму скрестить с нормальной без мутации и тем самым перевести мутацию в гетерозиготное состояние, т. е. нейтрализовать ее действие нормальным аллелем, то сложившийся по отношению к мутации компенсационный комплекс в гибридном организме будет «работать» на гетерозис.

Вернемся к селекционному процессу создания высокопродуктивных гетерозисных гибридов. Он состоит из ряда этапов. Кратко рассмотрим их на примере кукурузы.

На первом этапе проводится многократное самоопыление многих растений того или иного сорта и получение в результате *инбредных линий,* т. е — *гомозитоных по подавляющему числу генов.*

На втором этапе идет оценка полученных в результате самоопыления линий по их комбинационной способности, которая выражает способность линии давать при скрещивании с другой линией преимущество гибридов сравнительно с исходными линиями, т. е. *гетерозис.* При этом выделяют общую и специфическую комбинационную способность линий. Под *общей комбинационной способностью линий* понимают усредненный уровень гетерозиса, т. е. преимущества сравнительно со скрещиваемыми формами, который показывает линия при скрещивании со многими другими линиями. Под *специфической комбинационной способностью* понимают тот уровень гетерозиса, который дает линия при скрещивании с другой конкретной линией, иначе говоря, в определенной комбинации.

После получения инбредных линий, их оценки на общую и специфическую комбинационную способность можем приступать к следующему этапу — получению гибридов как основного результата селекции на использование гетерозиса.

У растений, где использование гетерозиса поставлено на технологическую основу, различают следующие типы гибридов (рис. 226). Названия *простой, тройной, двойной* являются условными, взятыми из практики семеноводства, и отражают лишь число входящих компонент при скре-





Рис. 226. Типы гибридов у кукурузы

щивании на этапе получения гибридных семян, которые идут на производственные посевы. Тройные и двойные гибриды получают в два этапа: 1) получение простого гибрида; 2) использование простого гибрида в качестве материнской формы для тройного или двойного, в качестве отцовских форм которых выступают линия и простой гибрид соответственно.

В производственных посевах используют только гибридные семена первого поколения, полученные на материнских формах простого, тройного или двойного гибридов.

Применение цитоплазматической мужской стерильности. Возникает вопрос, как получить гибридные семена, например, у кукурузы, сахарной свеклы, риса, томатов, если в пределах одного растения или даже одного цветка расположены женские и мужские элементы системы размножения и всегда присутствует возможность самоопыления. В этих случаях избежать процесс самоопыления возможно только двумя путями: на материнских формах удалить вручную мужские элементы цветка, продуцирующие пыльцу; сделать мужские соцветия стерильными. Первый путь очень трудоемок, поэтому генетики начали поиск систем, определяющих мужскую стерильность растений.

В 1929 г. ученик Н. И. Вавилова, отечественный селекционер и генетик М. И. Хаджинов нашел в посевах кукурузы растения с мужской стерильностью, которые ничем не отличались от нормальных, полностью стерильных, т. е. не продуцирующих пыльцу. Эта система затем была детально изучена генетически, выявлены разные типы мужской стерильности. Один из них — *цитоплазматическая мужская стерильность* (ЦМС) — был предложен и широко использован для получения гибридных семян у кукурузы, а затем и у многих других видов.

Схема использования ЦМС в селекции разработана в 30-х годах Родсом. Этот тип мужской стерильности характеризуется тем, что только взаимодействие особого типа цитоплазмы (S) и рецессивных генов

ядра (*rf*) обусловливает мужскую стерильность (рис. 227, 228).

В практике используют лишь гибридные семена первого поколения от скрещивания двух линий, простого гибрида и линии или двух простых гибридов. Второе и последующие поколения в производственных посевах не используются, так как гибриды расщепляются на исходные формы и эффект гетерозиса исчезает. В связи с этим при использовании гетерозиса у растений организовано семеноводство в специальных хозяйствах, фермах, где получают только семена первого поколения и продают их хозяйствам, фермерам и т. д. Так как урожайность гетерозисных гибридов значительно (на 20—30%) выше сортов, то затраты на семеноводство гибридных семян с лихвой окупаются. Внедрение гетерозисных гибридов кукурузы, по оценке американских специалистов, принесло чистый до-



Михаил Иванович Хаджинов (1899—1980) — отечественный генетик, растениевод, селекционер. Основные труды посвящены разработке теоретических основ селекции и генетике кукурузы. Одним из первых открыл явление цитоплазматической мужской стерильности и использовал его в практике

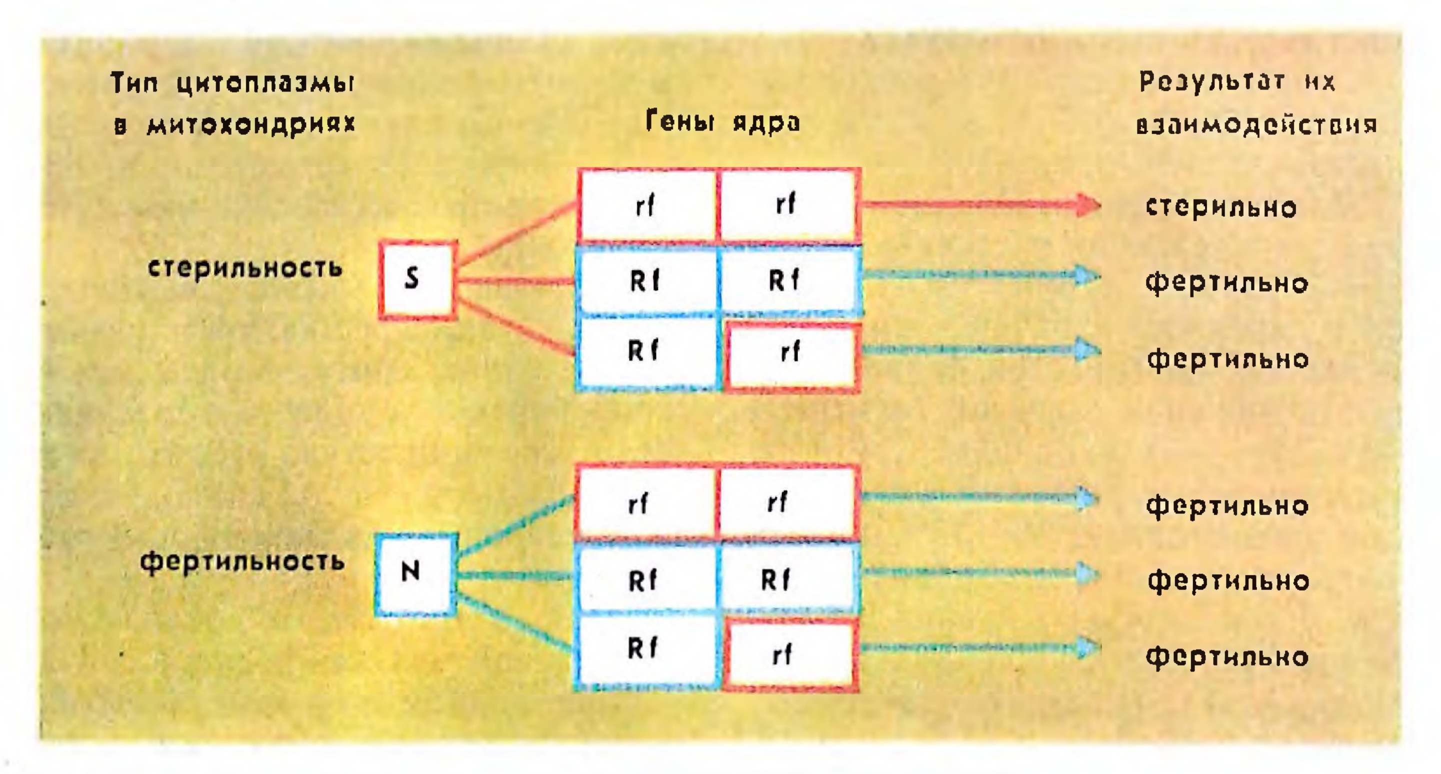


Рис. 227. Наследование цитоплазматической мужской стерильности.

ЦМС определяется взаимодействием цитоплазмы и нужных генов. Различают стерильную (S) и фертильную (N) цитоплазму. Рецессивный аллель *rf* в гомозиготе на фоне стерильной цитоплазмы вызывает мужскую стерильность. Все остальные комбинации ядерных генов и типов цитоплазмы приводят к появлению фертильных растений, т. е. способных продуцировать пыльцу

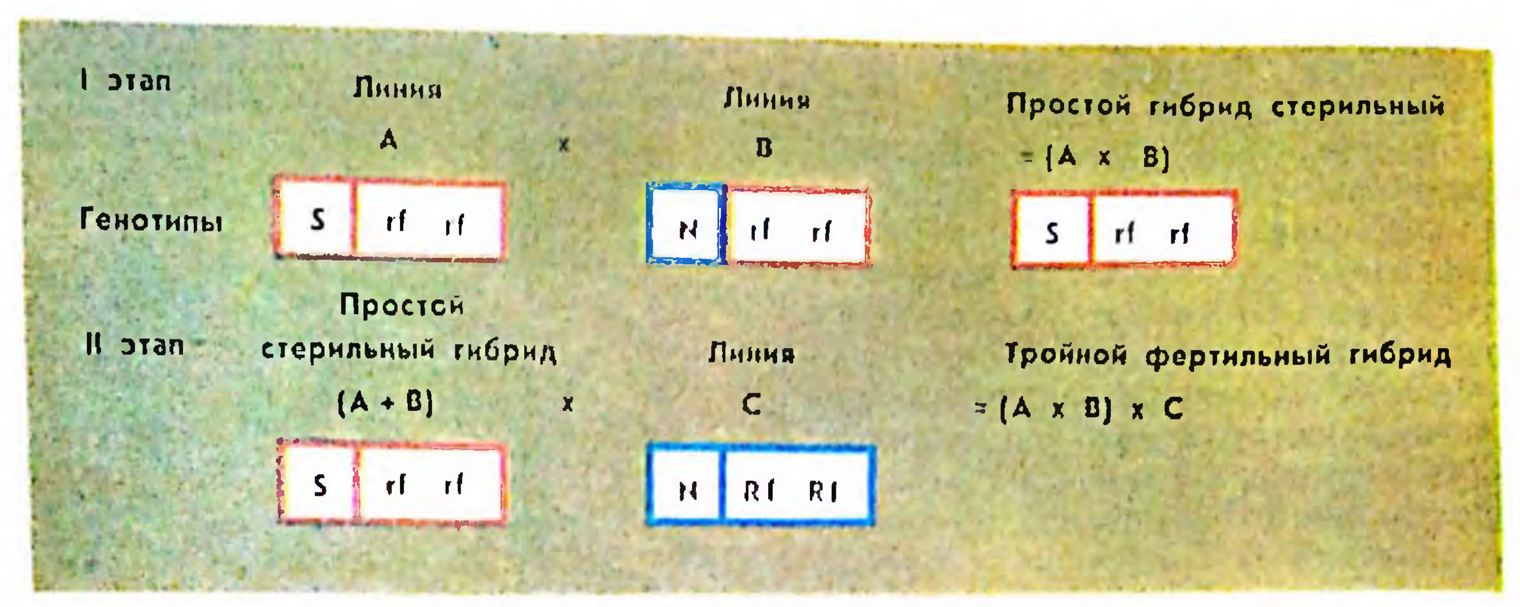


Рис. 228. Схема получения тройных гибридов с использованием ЦМС

ход, исчисляемый сотнями миллиардов долларов. В растениеводстве гетерозис широко используется у кукурузы, сорго, сахарной свеклы, риса, томатов и других видов.

В животноводстве гетерозис с большим экономическим эффектом используется в птицеводстве, свиноводстве, мясном скотоводстве, шелководстве (тутовый шелкопряд).

Открытие явления гетерозиса было крупнейшим событием в генетике и селекционной практике.

Полиплоидия и отдаленная гибридизация в селекции растений. Как вы знаете, виды, у которых число хромосом умножено кратно основному числу (n), называются *полиплоидами.* Многие виды растений, введенные в культуру,— полиплоиды. Среди покрытосеменных растений доля полиплоидов составляет 30—35%, причем у злаковых трав она равна почти 70%. Из культурных злаков к полиплоидам относятся пшеница и овес. Основное число хромосом для пшеницы $n=7$.

Твердая пшеница имеет 28 хромосом, т. е. является тетраплоидом: мягкая пшеница, наша основная продовольственная культура, имеет 42 хромосомы, т. е. является гексаплоидом. К полиплоидам относятся и многие другие культурные виды растений: хлопчатник, люцерна, табак и др.

Полиплоидные формы растений делятся на два типа. Виды, у которых кратно умножен один и тот же геном, называются *аутополиплоидами.* Например, у обычной диплоидной ржи набор хромосом равен 14. Разработаны методы умножения числа хромосом. Довольно легко можно получить формы ржи с 28 хромосомами, они и представляют собой типичные аутополиплоиды.

Гибридизация бывает *внутривидовая*, когда скрещиваются разные формы, линии, сорта, породы между собой в пределах вида, и *отдаленная,* когда скрещиваются разные виды и даже роды, в результате получаются межвидовые или межродовые гибриды.

Если в результате отдаленной межвидовой или межродовой гибридизации в одном организме объединяются разные геномы, а потом кратно умножаются, то такие полиплоиды называются *аллополиплоидами.* Ниже приведена схема получения межродового аллополиплоида злаковых растений (рис. 229).

Причины стерильности отдаленных гибридов в отсутствие парности гомологичных хромосом. Необходимо вспомнить процесс мейоза: при нормальном протекании коньюгации гомологичных хромосом в профазе их последующее расхождение и образование гаплоидных мужских и женских гамет осуществляются, как правило, без отклонений. Поскольку у межродовых гибридов из пары гомологичных хромосом присутствует только одна, то весь процесс коньюгации и все последующие этапы нарушаются, что приводит к образованию нежизнеспособных мужских и женских гамет, а тем самым и к стерильности отдаленных гибридов.

Выше мы привели схему экспериментального получения 42-хромосомного тритикале — нового, созданного человеком вида злаковых растений, сочетающего в названии родовые названия пшеницы и ржи (тритикум и секале). Чем полезна полиплоидия для селекции? У многих полиплоидов изменяются важные признаки. Например, у тетраплоидной ржи по сравнению с диплоидной более крупные семена и более прочный стебель, что повышает ее устойчивость к полеганию. У полиплоидов декоративных и плодовых растений увеличиваются размеры цветков и плодов, меняется их окраска и т. д.

Сегодня широко возделываются полиплоидные сорта ржи. На рисунке 230 показаны семена полиплоидной и диплоидной ржи. Видно, что у первой они значительно крупнее. Вследствие этого масса 1000 семян выше на 15—20%, что влечет за собой значительное повышение урожайности.

Отдаленная гибридизация, или скрещивание видов и родов между собой. На примере получения трити-

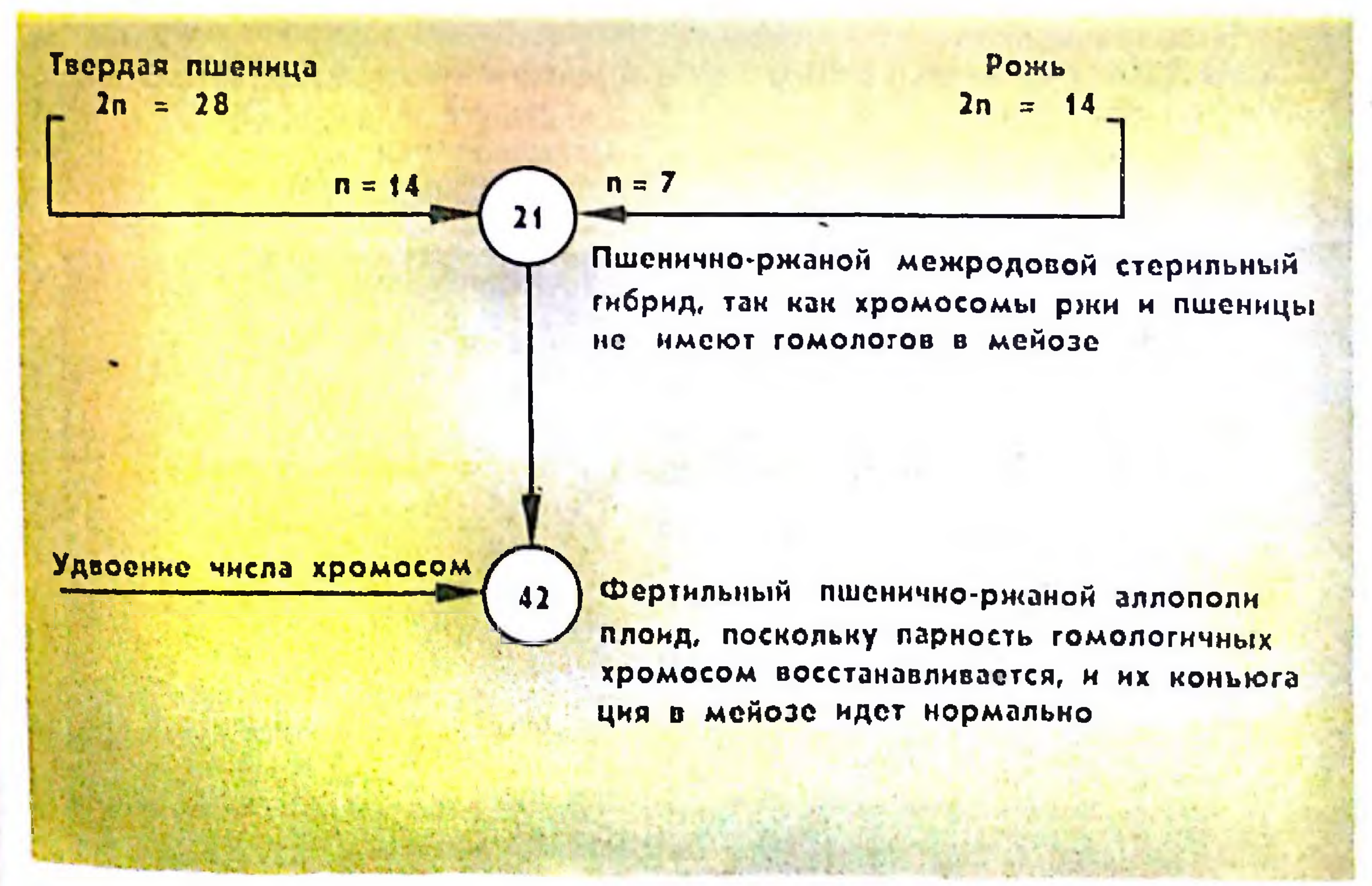


Рис. 229. Схема получения межвидового аллополиплоида злаковых растений

кале мы убедились, что отдаленная гибридизация тесно связана с полиплоидией как методом восстановления парности гомологичных хромосом и тем самым преодоления стерильности, бесплодия отдаленных гибридов. Этому предшествовал классический эксперимент ближайшего ученика Н. И. Вавилова — Г. Д. Карпеченко. Он получил гибрид между капустой и редькой и, убедившись в его стерильности, выделил форму этого гибрида с удвоенным числом хромосом, которая оказалась плодовитой и была названа *рафанобрассикой* (рис. 231). Г. Д. Карпеченко удалось впервые четко продемонстрировать взаимосвязь отдаленной гибридизации и полиплоидии в получении плодовитых форм. Это имеет огромное значение как для эволюции, так и для селекции.



Георгий Дмитриевич Карпеченко (1899—1942) — известный цитогенетик. Основные научные исследования посвящены проблемам межродовой гибридизации. Разработал способ получения плодовитых отдаленных гибридов методом амфиплоидии. Создатель знаменитых редечно-капустных гибридов (рафанобрассика), явившихся экспериментальной моделью возникновения в природе новых полиплоидных видов. Выяснил причины бесплодия отдаленных гибридов и определил механизмы восстановления их плодовитости

Получение в процессе отдаленной гибридизации новых форм значительно расширяет возможности селекции. Отечественные ученые внесли наиболее крупный вклад в разработку проблем полиплоидии и отдаленной гибридизации. Среди них Н. И. Вавилов,

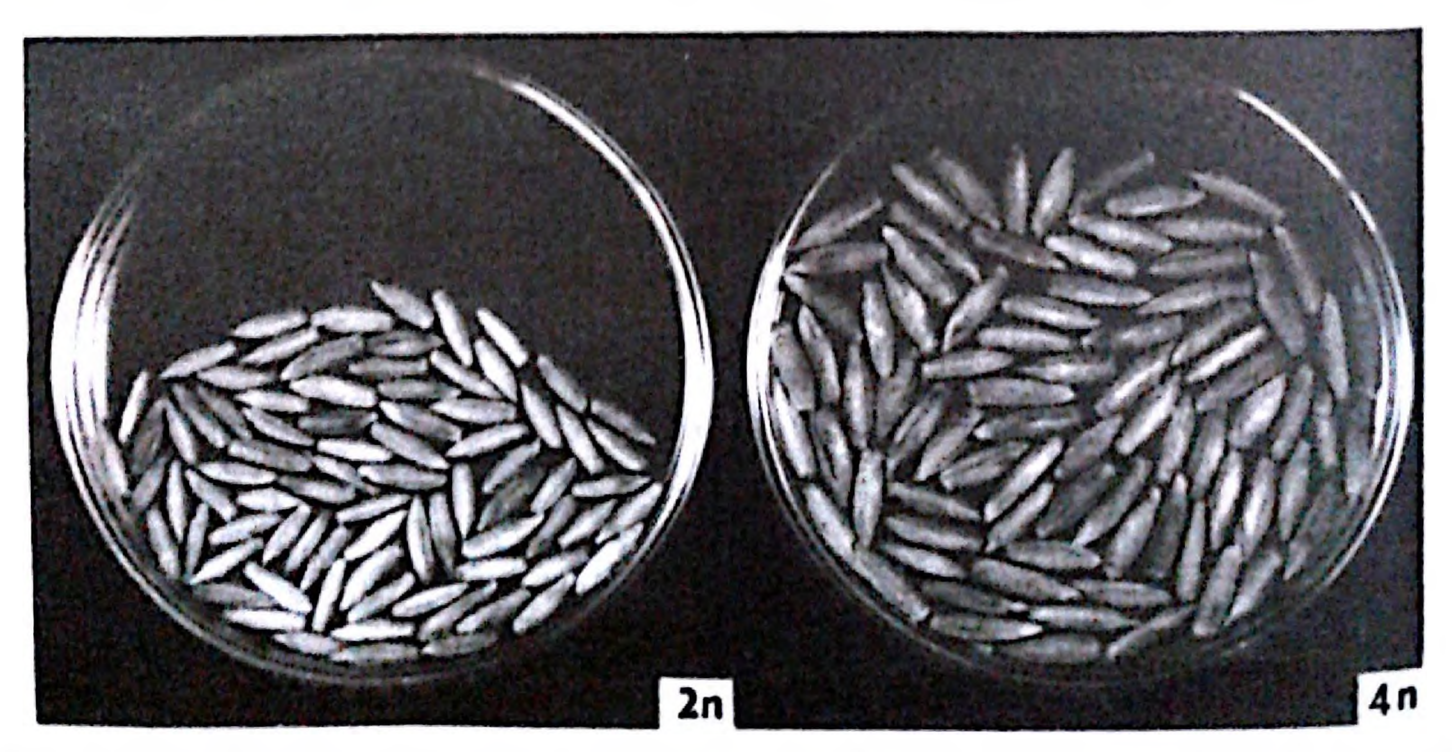
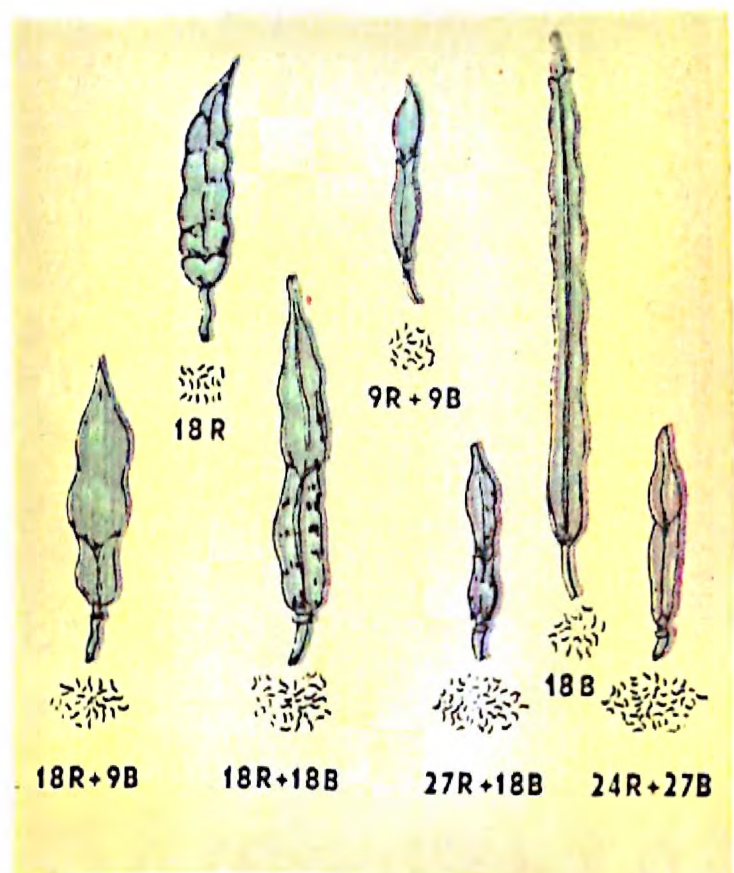


Рис. 230. Размеры зерна у диплоидной ржи — $2n$ (*слева*) и тетраплоидной $4n$ (*справа*)

Г. Д. Карпеченко, В. Е. Писарев, Г. К. Мейстер, А. И. Державин, Н. В. Цицин и многие другие.

Полиплоидия и отдаленная гибридизация у животных, по причине их раздельнополости, встречаются значительно реже, чем у растений.

Экспериментальный мутагенез и его значение для селекции. Впервые (1925) возможность экспериментального получения мутаций была показана в работах советских микробиологов Г. А. Надсона и Г. С. Филиппова, которые отметили, что после воздействия «лучей радия» на низшие



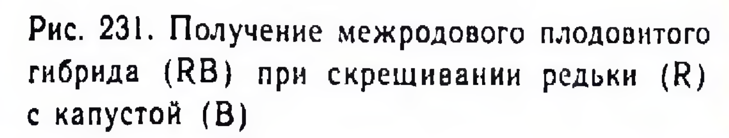

Рис. 231. Получение межродового плодовитого гибрида (RB) при скрещивании редьки (R) с капустой (B)

Рис. 232. Противовирусные препараты



Рис. 233. Новый крупноплодный сорт облепихи

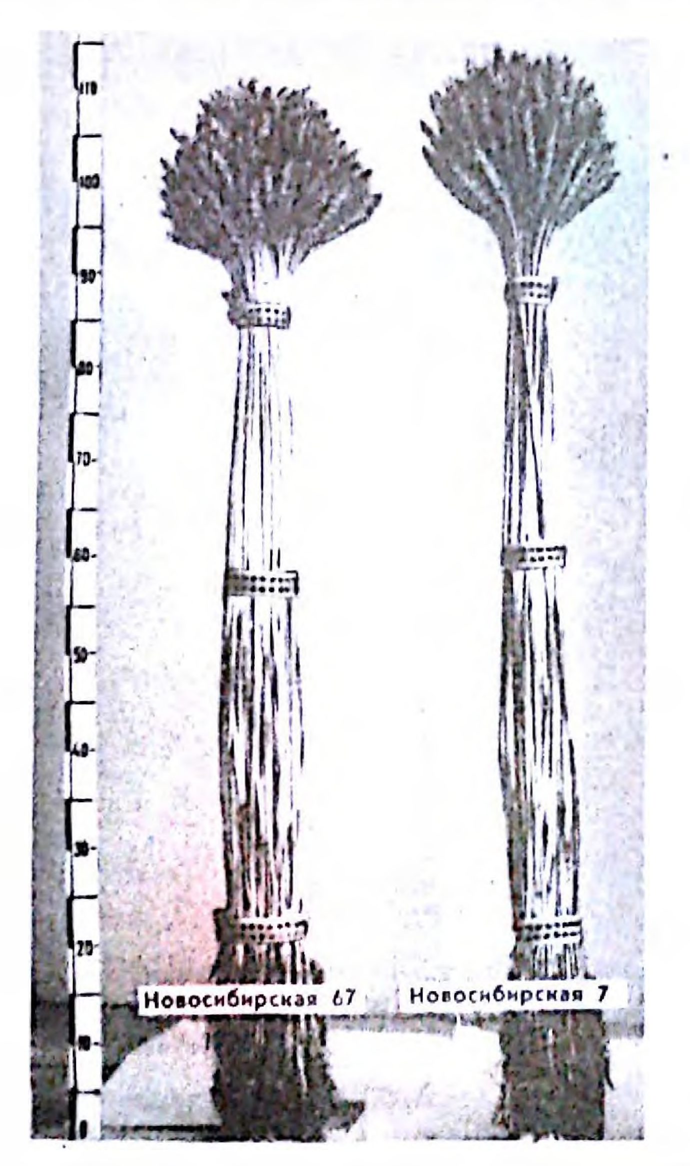


Рис. 234. Мутантный сорт Новосибирская 67 превосходит местную форму по устойчивости к полеганию, урожайности и хлебопекарным свойствам зерна

грибы повышаются частота и спектр наследственной изменчивости.

Американские генетики Г. Мёллер и Л. Стадлер независимо друг от друга показали эффективность воздействия рентгеновых лучей для получения мутаций у дрозофилы и ячменя (1927).

В начале 30-х годов советские генетики В. В. Сахаров, М. Е. Лобашев, С. М. Гершензон, И. А. Рапопорт открыли химический мутагенез. В 40-х годах появились такие мощные химические мутагены, как этиленимин, открытый И. А. Рапопортом в нашей стране, и азотистый иприт, открытый Ш. Ауэрбах и Дж. Робсоном в Англии. В дальнейшем арсенал средств как радиационного, так и химического мутагенеза быстро пополнился, и селекционеры получили эффективную возможность получать новые наследственные изменения — мутации.

Полученные при экспериментальном воздействии мутации представляют собой ценный материал для селекции микроорганизмов, растений, в ряде случаев и у животных, так как по отдельным показателям значительно превосходят исходные формы. Так, под руководством известного генетика С. И. Алиханяна в нашей стране посредством обработки плесневых грибков мутагенами физической и химической природы были получены новые продуценты антибиотиков, в 1000 раз более эффективные, чем исходные формы.

В Институте цитологии и генетики (г. Новосибирск) методом химического мутагенеза Р. И. Салганик и З. И. Панфилова получили мутантный штамм бактерий — суперпродуцент эндонуклеазы, важного фермента с противовирусными свойствами. Продукция эндонуклеазы мутантным штаммом была в 100 раз

больше, чем исходным штаммом (рис. 232).

Успешно методы мутагенеза используются в селекции растений. Сейчас в мире созданы более тысячи сортов, ведущих родословную от отдельных мутантных растений, полученных после воздействия ионизирующих излучений или химических веществ (рис. 233). Известный сорт яровой пшеницы Новосибирская 67 (рис. 234) был получен в Институте цитологии и генетики совместно с селекционерами Сибирского отделения сельскохозяйственной академии им. В. И. Ленина после обработки семян исходного сорта Новосибирская 7 рентгеновыми лучами. Методом мутагенеза получен и известный на Украине сорт озимой пшеницы Киянка. Оба названных сорта обладают короткой и прочной соломиной, что предохраняет от полегания растения в период уборки.

1. Дайте определение гетерозиса. В каких случаях он возникает?

2. Как генетики объясняют явление гетерозиса?

3. Что такое инбредные линии? Каков механизм их получения?

4. Как в практике используется явление цитоплазматической мужской стерильности? На каких цитологических механизмах она основана?

5. Как используется полиплоидия в селекции?

6. Приведите примеры отдаленной гибридизации в селекции. Что она дает практике сельского хозяйства?

§ 83. Новейшие методы селекции

Клеточная инженерия — Хромосомная инженерия — Генная инженерия — Трансгенные растения и животные — Новые методы селекции животных — Успехи селекции

Бурное развитие новых методов исследований в генетике, расширение и углубление наших представлений о структуре и законах организации наследственного аппарата клетки обусловили создание и разработку принципиально новых методов селекции. Раньше генетическое разнообразие форм растений и животных — исходного материала для селекции — экспериментально создавалось методами гибридизации, полиплоидии, мутагенеза и другими, описанными выше. Теперь ученые могут достигать еще большего разнообразия благодаря манипулированию отдельными клетками живого организма, отдельными хромосомами и отдельными генами. Родились новые понятия и направления современной генетики: клеточная инженерия, хромосомная инженерия и генная инженерия. При этом принципиальное отличие данных методов от традиционно используемых в селекции, например мутагенеза, состоит в целенаправленном, а не случайном расширении границ изменчивости генотипа, в планируемом разнообразии исходного материала для селекции. Эти современные методы большее применение пока получили в селекции растений.

Клеточная инженерия связана с культивированием отдельных клеток или тканей на специальных искусственных средах. Показано, что если взять кусочки ткани или отдельные клетки из разных органов, допустим, растений, хотя это возможно

13 Зак. 3064 А. О. Рувинский

и у животных, и пересадить их на специальные среды, содержащие минеральные соли, аминокислоты, гормоны и другие питательные компоненты, то они способны расти. Это значит, что в таких изолированных от организма тканях и клетках продолжаются клеточные деления.

Но самым важным и интересным оказалось то, что отдельные растительные клетки (в отличие от клеток животных) в таких искусственных условиях обладают *тотипотентностью*, т. е. способны к регенерации (формированию) полноценных растений. Эта их способность и была использована для селекции в разных направлениях.

Селективные среды. Если необходимо, например, получить солеустойчивые растения, то составляется специальная питательная среда для культивирования клеток растений с повышенным содержанием солей (например, NaCl) и высеваются на эти среды в чашках Петри тысячи растительных клеток. Большинство таких клеток, не выдерживая высокие концентрации солей, гибнет, но отдельные выживают и из них, как наиболее солеустойчивых, могут регенерировать целые растения. Это один из примеров селекции на клеточном уровне, когда отбору подвергаются не растения, а клетки, из которых потом воспроизводятся растения. Преимущества клеточной селекции очевидны, так как в объеме одной чашки Петри можно поместить тысячи клеток. Это во много раз повышает возможности отбора.

Вторым новейшим методом клеточной селекции у растений, уже давшим огромный эффект, является *метод гаплоидов*. Напомним, что гаплоидами называются организмы с уменьшенным вдвое числом хромосом, у которых в ядрах клеток из каждой пары гомологичных хромосом, характерных для диплоидов присутствует только одна хромосома. Например, если у кукурузы диплоидные растения имеют 10 пар хромосом (всего 20), то гаплоидные — всего 10 хромосом. Гаметы, в том числе и мужские (пыльцевые зерна), имеют гаплоидный набор хромосом. Этот факт и был использован для получения гаплоидных растений.

Сейчас разработан метод проращивания пыльцевых зерен на искусственных питательных средах в пробирках и получения из них полноценных гаплоидных растений. Какое это имеет отношение к селекции? Чтобы ответить на этот вопрос, придется вспомнить метод комбинационной селекции. В основе ее лежит гибридизация, в результате которой получаются гетерозиготные организмы, а затем длительная гомозиготизация до восьмого поколения, т. е. получение стабильных нерасщепляющихся форм. На создание сорта таким методом уходит более 10 лет. С помощью гаплоидов этот срок можно сократить в 2 раза. Для этого получают гибриды, берут из них пыльцу, на питательных средах в пробирках регенерируют из нее гаплоидные растения, а затем удваивают у них число хромосом и сразу получают полностью гомозиготные диплоидные растения. Вся эта процедура вместо 6—8 лет занимает 2—3 года.

Так как мы берем пыльцу из гибридных растений и получаем через гаплоидные растения сразу гомозиготные диплоидные, то остается только оценить их и затем размножить лучшие.

Хромосомная инженерия в настоящий момент связывается прежде всего с возможностями замещения

(замены) отдельных хромосом у растений или добавления новых. Известно, что в клетках каждого диплоидного организма имеются пары гомологичных хромосом. Такой организм называют *дисомиком.* Если в какой-либо паре хромосом остается одна гомологичная хромосома, то получается *моносомик.* При добавлении третьей гомологичной хромосомы возникает *трисомик*, а при отсутствии в геноме одной пары гомологичных хромосом возникает *нуллисомик.*

Такие манипуляции с хромосомами дают возможность заменять одну или обе гомологичные хромосомы, допустим, одного сорта пшеницы на ту же пару хромосом, но из другого сорта. Что это дает селекционеру? Тем самым он может один признак, который ему кажется слабым у данного сорта (например, качество зерна или устойчивость сорта к болезням), заменить на этот же, но более сильный признак из другого сорта. Таким образом, он приближается к созданию «идеального» сорта, у которого все полезные признаки (качества) будут выражены в максимальной степени.

Эту же цель преследует и методика замены отдельных хромосом одного вида (например, пшеницы) на хромосомы другого вида, близкого по своему происхождению (например, ржи). В научной литературе принято вместо слов «замена хромосом» употреблять «замещение хромосом». Поэтому полученные таким путем формы называются *замещенными линиями.*

Другой методический прием состоит во введении (внедрении) в геном определенного вида или сорта какой-либо дополнительной пары хромосом другого вида растений, которые определяют развитие признака, отсутствующего у первого вида. Если такое введение пары дополнительных хромосом удается осуществить, то полученные формы называют *дополненными линиями.*

Генная инженерия. Под генной инженерией обычно понимают искусственный перенос нужных генов от одного вида живых организмов (бактерий, животных, растений) в другой вид, часто очень далекий по своему происхождению. Чтобы осуществить перенос генов (или трансгенез), необходимо выполнить следующие сложные операции:

— выделение из клеток бактерий, животных или растений тех генов, которые намечены для переноса. Иногда эту операцию заменяют искусственным синтезом нужных генов, если таковой оказывается возможным;

— создание специальных генетических конструкций (векторов), в составе которых намеченные гены будут внедряться в геном другого вида. Такие конструкции кроме самого гена должны содержать все необходимое для управления его работой (промоторы, терминаторы) и гены-«репортеры», которые будут сообщать, что перенос успешно осуществлен;

— внедрение генетических векторов сначала в клетку, а затем в геном другого вида и выращивание измененных клеток в целые организмы (регенерация).

Растения и животные, геном которых изменен в результате таких генно-инженерных операций, получили название *трансгенных растений* или *животных.*

Для более наглядного представления рассмотрим пример, в котором ученым из разных стран, в том числе и нашей, удалось с помощью генно-инженерных методов создать ценные для селекции новые формы растений.

В природе существует бактерия Bacillus thuringiensis, которая нарабатывает белок, называемый δ-эндотоксином. Свое название он получил потому, что при попадании этой бактерии в желудок насекомых — вредителей сельскохозяйственных растений этот белок вызывает лизис (разрушение) стенки желудка и гибель насекомого-вредителя. Это свойство белка генные инженеры решили использовать для создания форм полезных сельскохозяйственных растений, устойчивых к насекомым-вредителям. Они выделили из бактериальной ДНК ген, кодирующий бе-

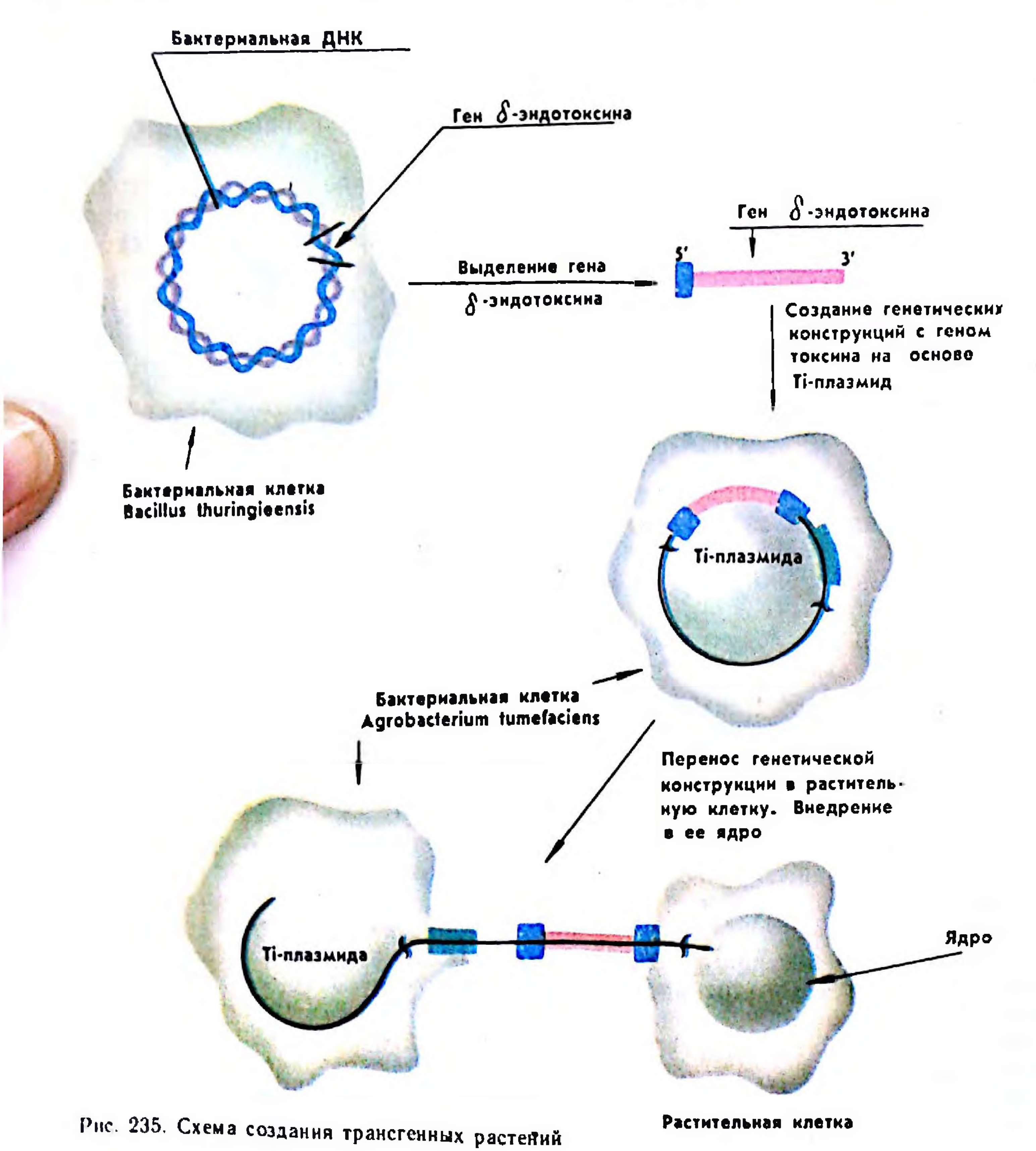


Рис. 235. Схема создания трансгенных растений

лок δ-эндотоксин (рис. 235). Далее ген был встроен в состав природных генетических векторов — Ti-плазмид, присутствующих в клетках почвенной бактерии Acrobacterium tumefaciens. Этой бактерией были заражены кусочки растительной ткани, выращиваемой на питательной среде. Через некоторое время плазмиды, несущие ген белка-токсина, внедрились в растительные клетки, а затем ген встроился в ДНК растений. О том, что этот процесс прошел успешно, сообщил специальный ген-«репортер», также искусственным путем введенный в состав Ti-плазмид. Затем кусочки растительной ткани перенесли на питательную среду другого состава, которая обеспечивает рост и развитие полноценных растений. В конце концов такие растения были выращены, и оказалось, что если на их листья посадить гусениц насекомых-вредителей, то, попробовав растительной ткани с белком-токсином, гусеницы погибают (рис. 236). Важно, что белок-токсин оказался гибельным только для насекомых и совершенно безвреден для человека и сельскохозяйственных животных. Описанным выше путем к настоящему моменту удалось получить формы картофеля, томатов, табака, рапса, устойчивые к разнообразным сельскохозяйственным вредителям. Это одно из первых и самых значительных достижений генной инженерии растений в практической селекции.



Рис. 236. Биологическая проба:

вверху — гибель личинок вредителя, питающихся листьями трансгенного растения; *внизу* — листья обычных растений съедены личинками полностью

Новые методы селекции животных. Мощное развитие животноводства за последние десятилетия привело к появлению выдающихся пород животных. Продуктивность молочного скота у некоторых пород достигла 8—9 тыс. кг. Новый сибирский тип российской мясо-шерстной породы овец отличается высокой мясной и шерстной продуктивностью. Средняя масса плембаранов составляет 110—130 кг, средний настриг шерсти в чистом волокне 6—8 кг (рис. 237). Лучшие породы кур дают по 400 яиц в год на несушку, а бройлерные цыплята достигают массы 2,5—3 кг за семь недель. Примеры выдающихся достижений селекции можно перечислять очень долго. Однако нас больше интересует вопрос о том, какие новые методы селекции используются для непрерывного совершенствования животных. Таких методов много, остановимся на некоторых из них.

Посмотрим, для примера, как осуществляется селекционный процесс у молочного скота. Комплекс селекционных приемов, используе-



Рис. 237. Баран — рекордист мясо-шерстной породы

мых в молочном скотоводстве, называется *крупномасштабной селекцией*. На рисунке 238 изображена схема организации крупномасштабной селекции. Она обеспечивает очень эффективный отбор производителей, создание больших запасов замороженной спермы от выдающихся быков, отбор и эффективное использование лучших коров. Методы *гормональной суперовуляции и трансплантации* позволяют получать от лучших коров десятки зигот в год и выращивать их в коровах, имеющих более низкую племенную ценность. Вся система управляется из единого информационного центра. Такая широкомасштабная селекция позволяет повышать продуктивность породы на 1—2% в год. Это очень высокий показатель для таких медленно размножающихся животных, как крупный рогатый скот.

Успехи селекции. Создание продовольственного потенциала как в мире, так и в нашей стране базируется на использовании потенциала сортов растений и пород животных, полученных в процессе селекции. Другими словами, наше благополучие напрямую связано с уровнем развития и эффективностью селекции, что и определяет ее особую значимость для человечества.

Хотя человек и освоил под сельское хозяйство всего 10% суши нашей

планеты, но увеличить значительно долю пахотных земель сегодня невозможно, так как все доступные на сегодня резервы пригодных для сельского хозяйства земель фактически исчерпаны. Остается одно — значительно увеличить отдачу используемых земель, резко повысить продуктивность растений и животных. И в этом деле селекция приобретает особое значение, так как именно она создает потенциал продуктивности растений и животных.

За предшествующие 100 лет в деле улучшения растений и животных селекция сделала поразительные успехи. Например, урожайность зерновых культур за это время повысилась почти на порядок. Сегодня во многих развитых странах получают рекордные урожаи (100 ц/га) пшеницы, риса, кукурузы.

Считается, что конечный результат в растениеводстве на 50% зависит от уровня урожайности сорта, на такую же величину от совершенства технологии земледелия и возделывания растений.

Столь же внушительные результаты получены и в животноводстве. В процессе селекции созданы породы крупного рогатого скота, дающие более 10 тыс. кг молока на корову за год. Естественно, что и в животноводстве, кроме породы, большую роль играет технология содержания и кормления животных. Однако как у растений, так и у животных определяющей компонентой конечной продуктивности является биологический потенциал сортов и пород, созданный в процессе селекции.

В качестве иллюстрации рассмотрим очень распространенную

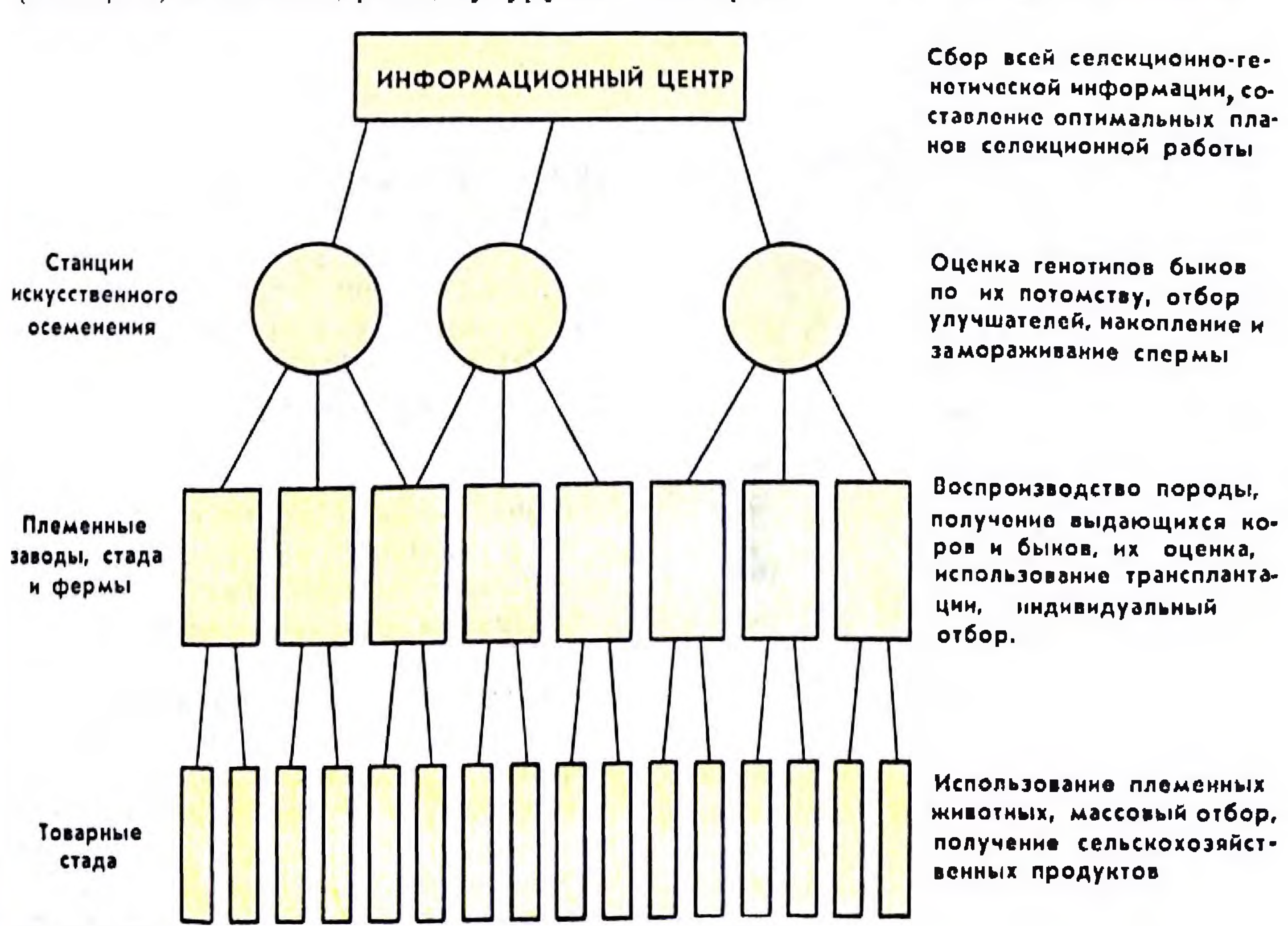


Рис. 238. Схема организации крупномасштабной селекции



Алексей Павлович Шехурдин (1886—1951). Основные научные исследования посвящены разработке методов селекции зерновых культур, первым в нашей стране применил межвидовую, межродовую гибридизации



Павел Пантелеймонович Лукьяненко (1901—1973) — отечественный селекционер и растениевод. Основные научные труды посвящены разработке теоретических основ и методов селекции зерновых культур. Вывел и передал в Госсортоиспытание 48 сортов пшеницы. Международную известность получили его сорта Безостая 1, Аврора, Кавказ и др.



Михаил Федорович Иванов (1871—1935). Основные научные работы посвящены племенному делу, селекции и акклиматизации животных. В частности, разработал научно-обоснованную методику по выведению асканийской породы тонкорунных овец и украинской степной белой породы свиней

культуру — картофель. Сегодня созданы и возделываются многочисленные его сорта. Урожайность картофеля очень колеблется по зонам, странам, но в среднем составляет 250 ц/га. Однако селекционеры постоянно выпускают в производство все новые сорта. По новым сортам картофеля зарегистрирован рекордный урожай почти в 1000 ц/га, т. е. в 4 раза выше средней по возделываемым сортам.

Близкая картина наблюдается и по другим культурам. Сравнение средних и рекордных урожаев свидетельствует лишь о тех резервах, которые заложены в новых сортах и которые могут быть реализованы при совершенствовании технологий возделывания растений. Это свидетельствует и о том, что селекция имеет огромные перспективы в деле нара-

щивания продовольственного потенциала.

Успехи биотехнологии впечатляют: ученые могут, например, разделить эмбрион коровы в стадии 16—32 клеток на несколько частей. И из каждой такой части эмбриона у приемной матери может развиться полноценный теленок (рис. 239).

Селекционер, создающий новые сорта растений и породы животных,— это прежде всего ученый, в совершенстве владеющий знаниями генетики, систематики, физиологии и многих других наук. Кроме того, это, образно говоря, художник, создающий вначале абстрактный образ будущего сорта растений или породы животных и только после этого приступающий к его реальному воплощению. Сочетание таких двух качеств в одном человеке является довольно редким явлением, поэтому выдающихся селекционеров, создавших лучшие сорта растений или породы животных, знают повсеместно. Наиболее известные советские селекционеры-растениеводы: А. П. Шехурдин и В. Н. Мамонтова — по яровой пшенице, П. П. Лукьяненко и В. Н. Ремесло — по озимой пшенице, М. И. Хаджинов и Г. С. Галеев — по кукурузе, В. С. Пустовойт — по подсолнечнику и др. Известны советские селекционеры-животноводы: М. Ф. Иванов, Н. С. Батурин, В. А. Струнников и многие другие.



Рис. 239. Корова-донор и шесть телят, полученных из одной яйцеклетки

?

1. Какие перспективы открываются в селекции в связи с применением методов клеточной инженерии?

2. Расскажите о методах клеточной инженерии. Какие результаты были получены при их применении?

3. Что дает селекционеру возможность применения хромосомной инженерии?

4. Перечислите основные операции, проводимые с клетками микроорганизмов, растений и животных при использовании генной инженерии. К каким результатам приводит такая работа?

Раздел IV.

ЭКОЛОГИЯ

Глава XV. ЭКОЛОГИЯ КАК НАУКА. ЖИЗНЬ И СРЕДА ОБИТАНИЯ

§ 84. Предмет и основные задачи экологии

Разделы экологии — Взаимосвязи экологии и других наук — Математические модели в экологии — Роль экологии в решении практических задач

Экология (греч. oicos—дом, убежище и logos — наука, учение) — ***наука о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей неживой природой.***

Термин «экология» ввел в научный обиход немецкий зоолог и эволюционист, последователь Ч. Дарвина, Э. Геккель. В 1868 г. в одной из своих книг Э. Геккель дал такое определение экологии: «Под экологией мы понимаем... изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой как органической, так и неорганической, и прежде всего — его дружественных или враждебных отношений с теми животными и растениями, с которыми он прямо или косвенно вступает в контакт. Одним словом, экология — это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин называет условиями, порождающими борьбу за существование».

Связями организмов со средой занимаются и другие науки. Так, физиология изучает реакции организма на внешние раздражители; этология (наука о поведении) тоже занимается взаимодействиями организмов и среды. Эволюционная теория рассматривает влияние разных компонентов среды как факторы отбора. Экология рассматривает те же процессы и явления, что и перечисленные науки, но с особой точки зрения.

Задача экологии — изучить закономерности размещения живых организмов в пространстве, изменения численности организмов, потока энергии через живые системы и круговорота вещества, происходящего при участии живых организмов. Взаимодействие объектов экологии показано на рисунке 240.

Разделы экологии. Организмы в природе не существуют изолированно друг от друга. *Особи* одного вида образуют *популяции* — группировки, населяющие определенную территорию (см. с. 240). Популяции разных видов, занимающие определенный участок (например, озеро, луг), образуют *сообщество* (рис. 241). Сообщество в совокупности с неживыми компонентами среды, с которыми оно взаимодействует (солнечный свет, климат, почва, вода и т. п.), составляет *экосистему*. Все эти объекты, относящиеся к трем разным уровням организации (организменному, популяционно-видо-



Рис. 240. Объекты, изучаемые экологией и их взаимодействие.

Компоненты экосистемы (климат, подстилающие породы, почвы, микроорганизмы, растения и животные) расположены на рисунке *слева направо* в порядке возрастания их сложности. *Стрелками* показаны основные связи между объектами

вому и экосистемному), изучает экология.

Экологов в первую очередь интересуют те свойства особей, от которых зависит их распределение, численность и роль в круговороте веществ. Среди этих свойств — приспособления (адаптации) к температуре, влажности, солености и другим факторам среды; характеристики роста и размножения (плодовитость, время достижения половозрелости, продолжительность жизни, темп роста); особенности обмена веществ (состав и количество пищи, скорость дыхания, интенсивность фотосинтеза). Эти свойства изучает *экология особей,* или *аутэкология* (греч. autos — сам).

Популяции состоят из разнокачественных особей. Особи в популяции различаются по возрасту, полу, генотипу и фенотипу, по степени родства. Популяция имеет сложный состав, или *структуру*. От состава популяции зависит размещение особей в пространстве (пространственная структура) и динамика (изменения) численности. Перечисленными свойствами популяций занимается *популяционная экология*. Сосредоточиваясь на изучении отдельных видов, популяционные экологи заняты поисками наиболее существенно влияющих на них факторов среды, важнейшими взаимосвязями с другими видами в сообществе.

Сообщества обычно состоят из популяций сотен и тысяч разных видов. В состав большинства сообществ входят растения, животные, микроорганизмы — бактерии и гри-

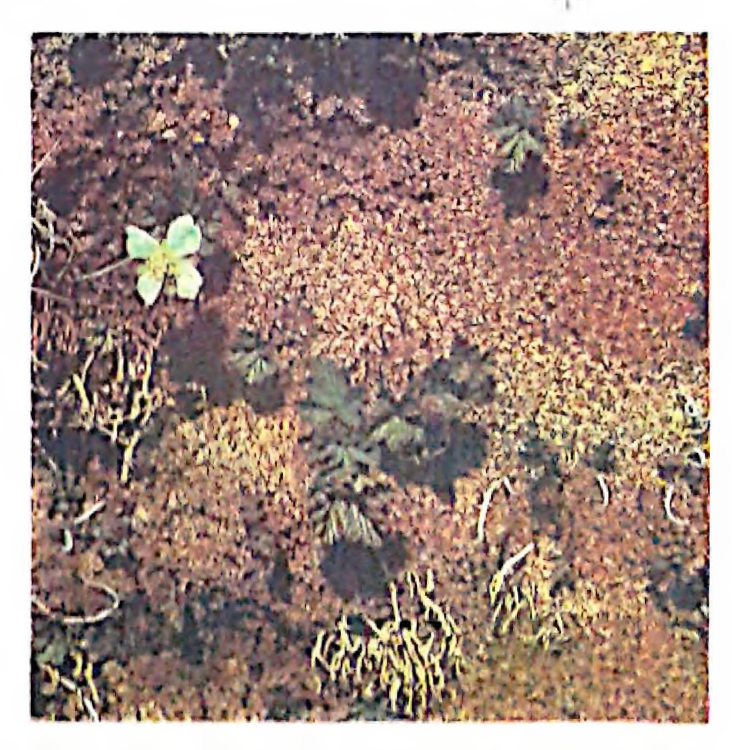


Рис. 241. Участок болотного сообщества.

Облик наземных сообществ определяют растения

бы, а также одноклеточные — протисты. *Экосистемная экология*, или *экология сообществ*, исследует видовой состав сообществ, их пространственную структуру, изменения сообществ во времени.

Вместе экологию сообществ и популяционную экологию иногда называют *синэкологией* (греч. syn — вместе).

Разделы экологии выделяют и по другим принципам. Исторически экология делится на *экологию растений* и *экологию животных*. Сравнительно новая бурно развивающаяся область — *экология микроорганизмов*. Говорят об экологии отдельных групп организмов (экология насекомых, экология рыб) и отдельных типов сообществ. Так, водными экосистемами занимается *гидробиология*, лесными экосистемами — *лесоведение*. *Палеоэкология* занимается реконструкцией древних сообществ, изучает их эволюцию.

Взаимосвязи экологии и других наук. Экология тесно связана с другими биологическими науками. Взаимопроникновение разных областей вообще характерно для современной биологии. Экология особей использует данные физиологии, сравнительной и функциональной морфологии, этологии. В свою очередь, определенные направления этих наук специально занимаются связями между организмами и средой обитания. Так, экологическая физиология изучает физиологические адаптации организмов к разным факторам среды. Экологическая морфология выясняет, как условия среды формируют строение организмов. Связям поведения организмов с условиями их жизни тоже посвящены многочисленные исследования.

Популяционная экология вступает в соприкосновение с популяционной генетикой и с фенетикой (наукой, занимающейся фенотипической изменчивостью особей в популяциях). Особи с разным генотипом могут по-разному реагировать на условия среды, поэтому экологам важно знать генетический состав популяций.

При изучении экосистемного уровня экология вступает в соприкосновение с небиологическими науками: геологией, физической географией, климатологией, почвоведением, гидрологией и др.

Тесное взаимодействие существует между экологией и биогеографией — наукой о закономерностях распространения организмов. Но, пожалуй, наиболее тесно экология связана с эволюционной теорией. Недаром в своем определении экологии Э. Геккель упоминал борьбу за существование (см. с. 262). Экология пропитана духом эволюционных идей, и многих экологов занимает вопрос о том, как возникли в процессе эволюции те или иные особенности популяций, как эволюционировали отношения между видами в сообществах. Но дело не только в этом. Экологические исследования — это и есть изучение эволюции. Действие факторов среды на популяции, изучаемое экологами,— это и действие отбора. Колебания численности — еще один фактор эволюции, «волны жизни» (см. с. 259). Адаптации — в равной мере область интересов экологов и эволюционистов. Наконец, сравнительно новая область — исследование эволюции сообществ и влияние сообществ на эволюцию видов, входящих в их состав. Здесь тоже переплетаются экология и теория эволюции.

Математические модели в экологии. Модели используются в науке для проверки теоретических предсказаний. Сейчас с использованием

компьютеров созданы сложные модели, позволяющие достаточно точно предсказывать изменения численности отдельных видов, описывать взаимодействия двух популяций и т. д. Однако нужно иметь в виду, что любая математическая модель — очень сильное огрубление реальности, она всегда основывается на упрощенных предпосылках. Модели приложимы только к тем ситуациям, в которых соблюдаются положенные в их основу предпосылки. С простейшими моделями вы познакомитесь в этом учебнике (см. § 89).

Роль экологии в решении практических задач. Роль экологических знаний в жизни человеческого общества всегда была велика. В период охоты и собирательства, когда еще не было науки и письменности, знания об образе жизни животных, распространении и свойствах растений передавались изустно от родителей к детям, обогащались благодаря опыту и наблюдательности. Когда возникло сельское хозяйство, стали накапливаться знания об оптимальных сроках посева и сбора урожая, о свойствах почв и удобрений, о влиянии друг на друга растений, о пищевых потребностях домашних животных и т. д. Но эти знания не были еще научными (хотя характерно, что одно из первых экологических обобщений было сделано химиком Либихом, когда он занялся изучением роста растений в связи с нуждами сельского хозяйства).

Когда экология сформировалась как наука, ее роль для практики резко возросла. Появилась возможность предсказывать последствия хозяйственной деятельности и давать рекомендации, как вести промысел, развивать сельское хозяйство и промышленность, не истощая ресурсы среды и не разрушая природные сообщества. Важность таких научных прогнозов особенно велика в наши дни, когда из-за технического прогресса человечество впервые начало заметно воздействовать на всю биосферу в целом.

Тем не менее, многие частные исследования экологов выглядят как «наука ради науки»: кажется, что они не могут приносить никакой практической пользы. Зачем, например, нужно знать, сколько времени и энергии тратит птичка-нектарница на защиту своей территории? Но впечатление о бесполезности таких исследований совершенно неверное. Полученные знания могут оказаться важными при решении самых неожиданных задач. Например, когда в XIX в. специалисты-зоологи изучали образ жизни личинок малярийных комаров, казалось, что это не может иметь никакого практического значения. Но когда выяснилось, что комары — переносчики малярии, стало ясно, что изучение их жизни имеет огромное практическое значение. Ученые-экологи смогли дать четкие рекомендации по борьбе с малярией. Эта болезнь, от которой в XX в. погибло больше людей, чем в двух мировых войнах, во многих странах была почти полностью побеждена.

«Узкие» исследования могут приобретать не меньшее значение и для теории. Как известно, Ч. Дарвина подтолкнуло к созданию теории естественного отбора изучение вьюрков на Галапагосских островах.

? 1. Благодаря чему, по-вашему, возникают новые свойства живых систем на популяционном и экосистемном уровнях организации?

2. Докажите, используя материал учебника, что Ч. Дарвин фактически оперировал понятием *популяция*.

3. Как вы думаете, какие связи существуют между экологией и биохимией?

§ 85. Живые организмы и среда их обитания

Влияние живых организмов на среду — Химический состав среды обитания — Взаимодействие экологических факторов

Среда в понимании эколога — все, что окружает особь (популяцию, сообщество) и воздействует на нее. Сюда входят другие особи того же вида, популяции других видов, любые неживые объекты, физические и химические процессы и явления.

У каждого из видов, даже населяющих одно и то же сообщество,— своя среда обитания. Например, самки тли всю жизнь проводят на одном дереве. Для них среда — дерево с окружающими его абиотическими условиями и с посещающими его видами животных. Для дерева среда — почва, а также растущие рядом другие растения. Для лося или волка среда — часто несколько разных территорий в десятки квадратных километров.

С внешней средой живые организмы постоянно обмениваются веществом и энергией. Такие системы физики называют *открытыми*. Растения (и некоторые бактерии) получают энергию в виде солнечного света, остальные организмы — в виде различных веществ, при окислении которых высвобождается энергия химических связей. Запасенная в виде связей молекул АТФ энергия расходуется организмами на совершение различных видов работы: синтез органических соединений, транспорт веществ, движение. Часть энергии при этом рассеивается в виде тепла. Вещества, поступающие извне, организмы либо преобразуют и включают в состав своего тела, либо расходуют на химические реакции (например, кислород — на дыхание).

Испытывая потребность в притоке вещества и энергии, организмы полностью зависят от среды. Как только обмен со средой прекращается, активная жизнедеятельность становится невозможной.

Влияние живых организмов на среду. Организмы не только испытывают влияние среды, но и сами влияют на нее. От жизнедеятельности организмов зависит газовый состав атмосферы. Кислород поступает в атмосферу в результате фотосинтеза зеленых растений и расходуется организмами-аэробами при дыхании. Углекислый газ извлекается из атмосферы растениями и вновь поступает туда при разложении остатков погибших организмов. Азот извлекается из атмосферы благодаря деятельности азотфиксирующих бактерий и возвращается в нее вследствие деятельности других бактерий. Разлагая тела погибших организмов, бактерии, грибы и животные участвуют в образовании почвы. От деятельности живых организмов зависит содержание растворенного органического вещества и минеральных солей в природных водах.

Организмы могут менять не только химический состав среды, но и ее физические свойства. Например, роющие животные рыхлят почву, перемешивают ее слои и тем самым меняют механический состав.

Особенно сильное влияние на физическую среду оказывают наземные растения. Так, климатические условия в лесу совсем не такие, как на рядом расположенном поле. В лесу резко снижена освещенность, лишь небольшая часть солнечных лучей достигает поверхности почвы. Средняя температура в лесу ниже, чем на открытых участках, а суточные колебания температуры меньше. В лесу менее ветрено

и выше влажность воздуха. Над лесными массивами осадков выпадает больше, чем над соседними безлесными участками, но значительная часть воды никогда не достигает почвы, испаряясь с крон и стволов деревьев. Все эти условия влияют на сами растения и на другие организмы, населяющие лесное сообщество (рис. 242).

Итак, организмы испытывают воздействие постоянно меняющихся условий среды и сами изменяют эти условия.

Экологические факторы. *Экологический фактор* — любой компонент среды, способный оказывать влияние на организмы. Все факторы среды делят на абиотические, биотические и антропогенные.

Абиотические факторы — это все факторы неживой природы. К ним относятся физические и химические характеристики среды, а также климатические и географические факторы, имеющие сложную природу: смена сезонов года, рельеф, направление и сила течения или ветра и т. д.

Биотические факторы — сумма воздействий живых организмов. Многие живые организмы влияют друг на друга непосредственно. Хищники поедают жертв, насекомые пьют нектар и переносят пыльцу с цветка на цветок, болезнетворные бактерии образуют яды, разрушающие клетки животных. Кроме того, организмы косвенно воздействуют друг на друга, изменяя среду обитания. Например, отмершие листья деревьев образуют опад, который служит местом обитания и пищей для многих организмов.

Антропогенные факторы — влияние человека на другие виды и на среду обитания. Воздействие человека как биологического вида можно было бы отнести к биотическим факторам. Но воздействие человека на экосистемы своеобразно. В ходе промышленной деятельности человека в среду поступают тысячи разных химических соединений, со многими из которых природа ранее не сталкивалась. Это воздействие можно приравнять к появлению мощных и разнообразных новых абиотических факторов.

Для сельскохозяйственного производства человек уничтожает на больших территориях природные сообщества и создает *искусственные сообщества — агроценозы*. Агроценозы состоят из одного или немногих видов сельскохозяйственных растений и сопутствующих им сорняков и вредителей. Среди используемых растений и животных человек ведет искусственный отбор, который по

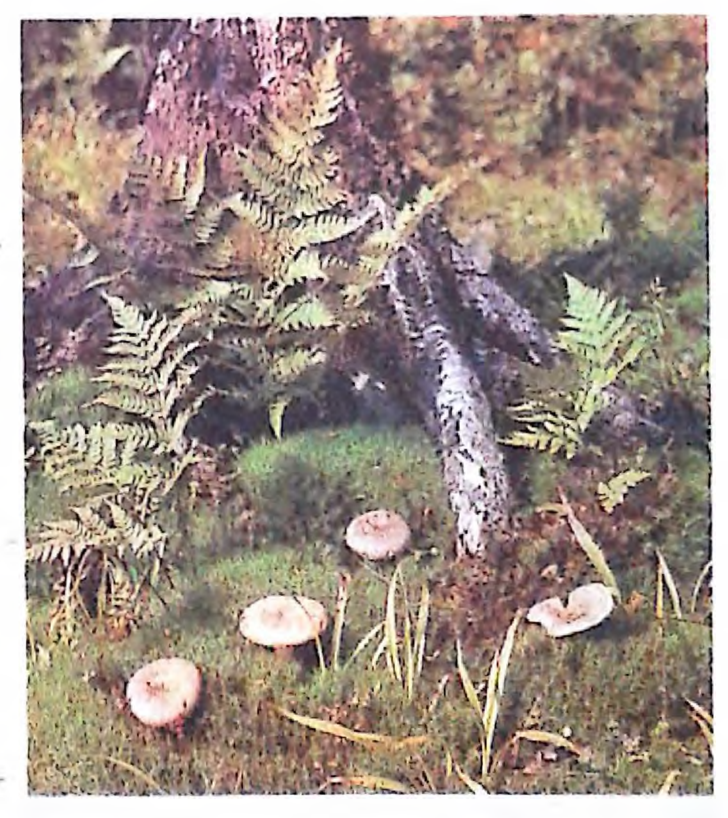


Рис. 242. Среда обитания дерева.

Важнейшие ее компоненты — почва и окружающие растения. Деревья увеличивают влажность и затененность, поэтому в лесу обитают растения, не встречающиеся на открытых участках

последствиям для организмов существенно отличается от естественного отбора.

Все факторы можно разделить на условия и ресурсы. *Ресурсы* организм может потреблять и тем самым снижать их доступность для других организмов. Например, для всех животных к ресурсам относится пища. *Условия* — это факторы, воздействие которых на организм не зависит от их потребления другими организмами. К условиям, например, относится температура.

Химический состав среды обитания. Химические вещества, окружающие организмы, оказывают на них разнообразное воздействие. Одни из них необходимы для жизнедеятельности, и их организмы поглощают; другие при определенных концентрациях ядовиты, и от их вредного действия организм защищается; третьи поступают в организм в излишних количествах и выводятся наружу. На организмы влияет газовый состав среды. Большинство их испытывают потребность в кислороде и страдают от его недостатка (аэробы). Но многие бактерии и ряд животных обходятся без кислорода, а для некоторых он даже ядовит (строгие анаэробы). Ряд бактерий потребляет молекулярный азот, сероводород, метан (см. с. 438). В атмосфере газовый состав практически постоянен, и на наземные организмы этот фактор не оказывает заметного влияния. В почве и воде содержание газов более изменчиво, и их влияние важнее (например, в озерах могут возникнуть заморы — гибель рыб и других организмов от недостатка кислорода).

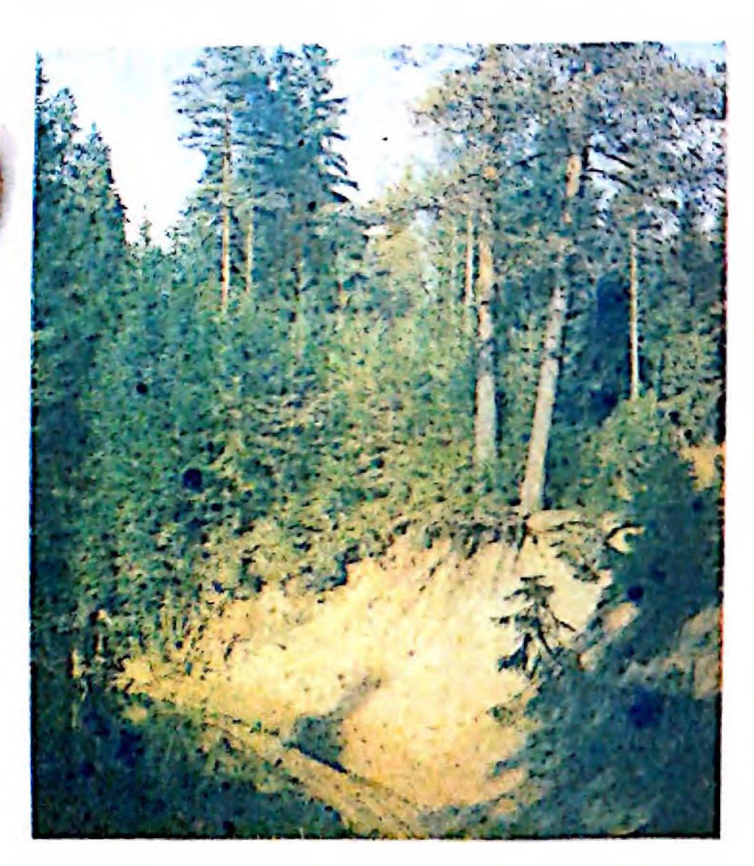


Рис. 243. Песчаный откос на берегу водоема — пример нарушения в экосистеме.

На этом свободном участке могут поселиться растения, отсутствующие в окружающем лесном сообществе

В водной среде концентрация солей оказывает воздействие на все организмы, так как влияет на процессы осмоса. Если в среде солей больше, чем в клетках, то организму грозит обезвоживание, и ему приходится специально поглощать воду. Если же окружающая вода более пресная, чем внутренняя среда, то вода поступает в тело, и ее приходится специально выводить. От способностей к осморегуляции (поддержанию солевого состава внутренней среды) зависит распространение многих водных организмов.

Еще один важный химический фактор — содержание в среде водородных ионов, или активная реакция (pH). Этот показатель, зависящий от соотношения разных солей, варьирует в воде и в почвах в довольно широких пределах. Многие растения способны жить только на щелочных или только на кислых почвах. Сильно щелочная или сильно кислая среда губительна для большинства орга-

низмов; изменения pH воды в озерах из-за деятельности человека может приводить к гибели сообществ (см. с. 464).

Другие абиотические факторы. На большинство сообществ постоянно воздействуют такие факторы, как ветер или течения. Другие абиотические факторы действуют время от времени. К ним относятся, например, наводнения, пожары, оползни в горах, подмывание берегов реками, сильные шторма. Главное значение таких факторов состоит в том, что вследствие их действия могут возникнуть незанятые участки или нарушения (рис. 243). Например, сильный лесной пожар может уничтожить на определенной территории все живое. Постепенно такой свободный участок начинает вновь заселяться. Но нарушения появляются не обязательно в результате катастроф, они есть в любом сообществе.

Нарушения играют огромную роль в жизни сообществ. Вследствие этого возрастает неоднородность условий, что позволяет жить в составе сообщества большему числу видов. Часто с возникновения нарушений начинается смена сообществ (см. § 97).

Взаимодействие экологических факторов. Все факторы среды действуют на организмы совместно. При этом результат воздействия одних факторов часто зависит от других. Например, в мороз животные могут погибать при отсутствии пищи и нормально себя чувствовать, когда пищи достаточно. Человек легче переносит жару при низкой влажности, чем при высокой.

Сложные взаимодействия существуют и между разными биотическими факторами. Ослабленное воздействием паразитов животное становится более легкой добычей хищников. Вытаптывание растительности копытными приводит к тому, что более устойчивые к вытаптыванию виды захватывают пространство и вытесняют остальные растения.

?

1. Как вы думаете, какие организмы и как могут влиять на выветривание горных пород?

2. Каковы общие черты покоящихся стадий разных организмов, позволяющие им длительно сохранять жизнеспособность и переносить неблагоприятные условия?

3. Как вы думаете, почему у одних животных развитие прямое, а у других — с личинкой? От каких условий среды и особенностей организмов зависит наличие личинок?

4. На какие еще группы можно разделить экологические факторы? Предложите собственные классификации.

5. Что из перечисленных факторов: вода, свет, ионы NO_3^-, разлагающиеся органические остатки, температура, кислород — являются ресурсами для ели, одноклеточных водорослей, дафний, дождевых червей?

6. Приведите примеры взаимодействия двух абиотических факторов; двух биотических факторов; абиотического и биотического факторов; биотического и антропогенного факторов.

7. Приведите примеры антропогенных факторов, которые по воздействию на сообщества близки к естественным абиотическим и естественным биотическим факторам.

8. Приведите по три примера адаптивных модификаций у животных и растений. Приспособлениями к каким факторам они являются?

§ 86. Влияние основных абиотических факторов на живые организмы

Температура и ее влияние на биологические процессы — Влияние влажности на наземные организмы — Влияние света на фото- и гетеротрофов.

В каждой среде действует своя совокупность абиотических факторов. Некоторые из них играют важную роль во всех трех основных средах (в почве, воде и на суше) или в двух.

Температура и ее влияние на биологические процессы. Температура — один из важнейших абиотических факторов. Во-первых, она действует везде и постоянно. Во-вторых, температура влияет на скорость многих физических процессов и химических реакций, в том числе и на процессы, идущие в живых организмах и их клетках.

С повышением температуры до определенного предела скорость реакции увеличивается, а при дальнейшем повышении температуры резко падает. Вот почему температура влияет на скорости различных физиологических процессов, от пищеварения до проведения нервного импульса. Слишком низкие и слишком высокие значения температуры губительны для клеток.

Общие закономерности воздействия температуры. Любой организм способен существовать лишь в определенном диапазоне температуры. Этот диапазон ограничен нижней летальной (смертельной) и верхней летальной температурой. Температура, наиболее благоприятная для жизнедеятельности и роста, называется *оптимальной*.

В зависимости от ширины интервала температуры, в котором данный вид может существовать, организмы делятся на *эвритермные* (греч. eurys — широкий) и *стенотермные* (греч. stenós — узкий). Первые выдерживают широкие колебания температуры, вторые живут лишь в узких пределах.

К эвритермным относится большинство организмов, встречающихся в районах с континентальным климатом. Многие из них имеют покоящиеся стадии, переносящие особенно широкий диапазон температуры (покоящиеся яйца, цисты, куколки насекомых, находящиеся в состоянии анабиоза взрослые животные, семена растений, споры бактерий).

Биохимические адаптации к температуре. Важную роль в приспособлении к температуре играет теплоустойчивость белков и клеточных структур. Особенно важны биохимические адаптации для микроорганизмов и растений, которым труднее избежать воздействия неблагоприятной температуры, чем животным.

С биохимическими процессами связана и морозоустойчивость.

Акклимация. Пределы толерантности (устойчивости) зависят от того, при какой температуре до этого содержался организм. Такие изменения пределов выносливости под влиянием предшествующих условий называют *акклимацией*. Пример акклимации — «закалка» растений. Осенью морозоустойчивость растений постепенно повышается вследствие накопления в клетках углеводов. При оттепелях в конце зимы морозоустойчивость резко снижается: если вслед за оттепелью наступают сильные морозы, растения могут погибнуть. Акклимация связана с перестройкой

различных биохимических процессов. Например, у многих животных в ходе акклимации меняется состав липидов.

Морфологические адаптации к температуре. Наиболее известный пример морфологической адаптации животных к температуре — так называемое *правило Бергмана*. Согласно этому правилу, *при продвижении на север средние размеры тела в популяциях теплокровных животных увеличиваются*. При увеличении размеров уменьшается относительная поверхность тела, а значит, и теплоотдача. Другой пример морфологической адаптации у животных — развитие густого и длинного меха у млекопитающих, когда их выращивают при низкой температуре. У растений одно из важнейших приспособлений к температуре — форма роста. Там, где тепла мало,— в Арктике, в высокогорье — много подушковидных растений, растений с прикорневыми розетками листьев, стелющихся форм. Растения улавливают максимум тепла солнечных лучей и используют тепло нагретой поверхности почвы.

Физиологические адаптации. На основе физиологических процессов многие организмы могут в определенных пределах менять температуру своего тела. Эта способность называется *терморегуляцией*. Обычно терморегуляция сводится к тому, что температура тела поддерживается на более постоянном уровне, чем температура окружающей среды.

Более разнообразны по способностям к терморегуляции животные. Все животные делятся по этому признаку на *пойкилотермных* (греч. poikilos — различный, переменный и thērme — тепло) и *гомойотермных* (греч. homoios — подобный и thērme — тепло). Гомойотермные животные имеют практически постоянную температуру тела, независимо от температуры среды. У пойкилотермных температура тела непостоянна.

Настоящие гомойотермные животные — большинство птиц и млекопитающих. Все остальные организмы пойкилотермные. Однако среди них некоторые способны к терморегуляции при определенных условиях. Шмели, бражники, крупные вараны, некоторые рыбы (например, тунцы) могут повышать температуру тела в периоды высокой мышечной активности.

Особенно совершенны механизмы терморегуляции у гомойотермных животных. Они способны к химической и физической терморегуляции. Химическая терморегуляция — способность регулировать теплопродукцию за счет изменений обмена. У млекопитающих есть специальная ткань, «ответственная» за теплопродукцию,— бурый жир. В митохондриях клеток этой ткани при клеточном дыхании не синтезируется АТФ, а вся энергия рассеивается в виде тепла.

Физическая терморегуляция — способность регулировать теплоотдачу. В ней участвуют изменения морфологии, поведение и физиологические реакции. Например, зимой у птиц увеличивается масса перьев. Многие животные к зиме накапливают жир, и подкожный жировой слой обеспечивает теплоизоляцию. В выступающих или поверхностных частях тела у ряда животных (например, в ластах китов, в лапах некоторых птиц) есть замечательное приспособление — «чудесная сеть» (рис. 244). Это сплетение сосудов, в котором вены тесно прижаты к артериям. Текущая по артериям кровь отдает тепло венам, оно возвращается к телу, а артериальная кровь поступает

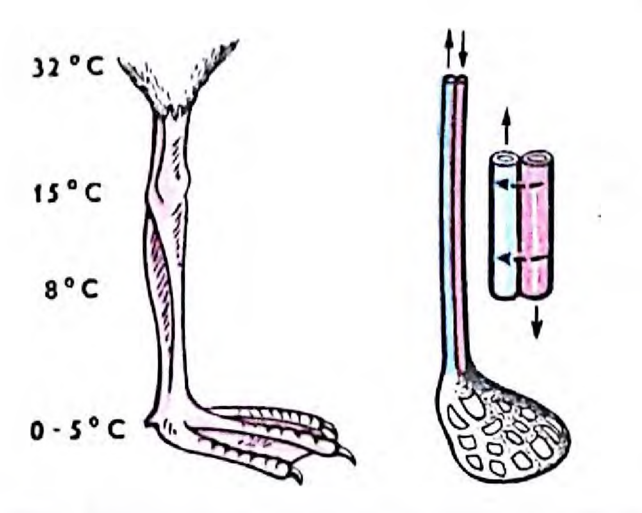


Рис. 244. Кожная температура ноги у чайки.

Справа — система кровеносных сосудов. *Сплошными стрелками* показано направление тока крови, *пунктиром* — перенос тепла

в конечности охлажденной. При этом конечности, по существу, пойкилотермны, зато температуру остального тела можно поддерживать с меньшими затратами энергии.

Чтобы снизить температуру, животные используют испарение жидкости с поверхности тела. У человека для этого служит потоотделение, у собак и многих птиц — учащенное дыхание; некоторые сумчатые в жару обмазывают шкуру обильной слюной.

Поведенческие адаптации животных. Смена стаций. В зависимости от температурных условий организмы могут существовать в разных местообитаниях — *стациях*. Например, виды, которые в южной части ареала предпочитают прохладные местообитания, при продвижении на север переходят в другие стации. Используя особенности рельефа, теплолюбивые растения могут проникать на север. При этом соблюдается так называемое *правило предварения*: южные виды растений на севере встречаются на хорошо прогреваемых южных склонах, а северные виды у южных границ ареала — на прохладных северных склонах. В тундре, где почва даже летом остается холодной, многие почвенные беспозвоночные живут в моховой подстилке.

У животных есть разнообразные поведенческие адаптации к температуре. Пожалуй, наибольшее значение они имеют для животных пустыни, где днем поверхность почвы может нагреваться до 60—70° С. Днем на раскаленном песке почти не увидишь животных. Насекомые, рептилии и млекопитающие проводят жаркое время, зарывшись в песок или спрятавшись в норы: в глубине почвы температура не так резко колеблется и не такая высокая.

Для наземных сообществ характерна *широтная зональность* — закономерная смена одних сообществ другими при продвижении от экватора к полюсам. Экваториальную зону занимают вечнозеленые влажные леса. По мере удаления от экватора они сменяются саваннами, пустынями, затем следуют степи умеренного пояса, листопадные леса умеренного пояса, северные хвойные леса (тайга), зона тундр и, наконец, холодные пустыни. Основные типы растительных сообществ, которые занимают целые климатические пояса, называют *биомами*. Биомы сменяются также при изменениях влажности и высоты над уровнем моря (рис. 245).

Влияние влажности на наземные организмы. Все живые организмы испытывают потребность в воде. Биохимические реакции, идущие в клетках, протекают в жидкой среде. Вода для живых организмов служит «универсальным растворителем»: в растворенном виде транспортируются питательные вещества, гормоны, выводятся вредные продукты обмена и др.

Адаптации растений и животных к влажности. Не-

обходимость экономить воду вызвала к жизни многие приспособления, сходные у растений и животных. У тех и других имеются специализированные покровные ткани, слабо проницаемые для воды. Дыхание осуществляется через небольшие отверстия, ведущие во внутренние полости: это также уменьшает потери влаги.

Наземные животные ищут или сами активно создают микроклиматические условия с подходящей влажностью. Например, некоторые пустынные животные при большой сухости воздуха закрывают вход в нору: воздух в ней быстро насыщается водяными парами, и это предотвращает дальнейшие потери влаги.

Большинство растений основную часть влаги получают из почвы. Этот процесс может регулироваться благодаря изменению роста корней (усиления или ослабления ветвления, изменения числа корневых волосков). Растения засушливых мест экономят влагу благодаря меньшему испарению. Это достигается в основном за счет особого строения листьев (малая поверхность, толстый восковой слой, густое опушение и др.).

По отношению к влажности различают несколько экологических групп растений. *Гидрофиты* — наземно-водные растения, обитающие на мелководье (частуха, калужница) и на болотах (рис. 246). *Гигрофиты* живут в условиях постоянно высокой влажности воздуха

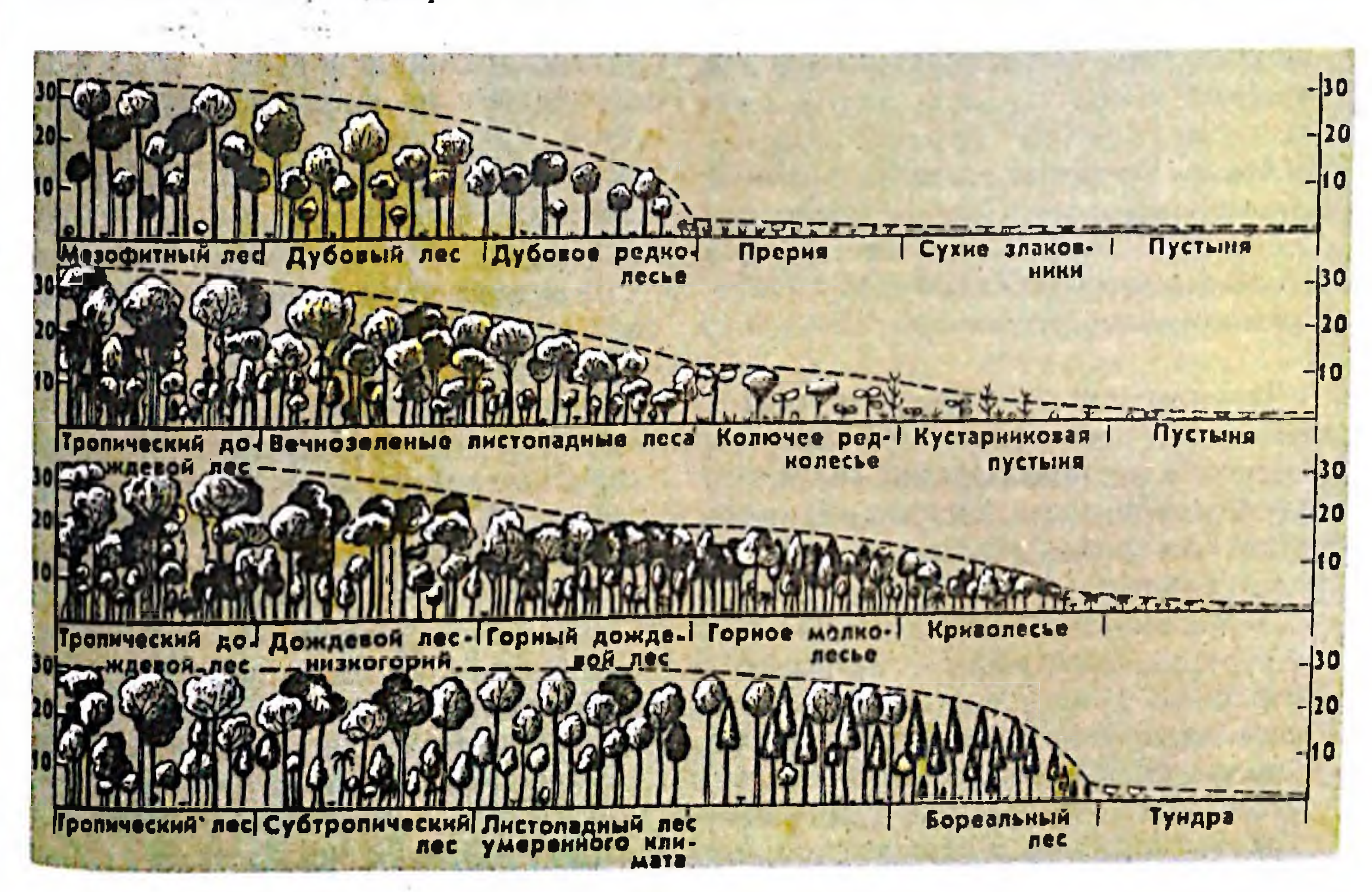


Рис. 245. Семена биомов в зависимости от климатических условий.

Сверху вниз: при возрастании засушливости в Северной Америке; при возрастании засушливости в Южной Америке; по мере увеличения высоты над уровнем моря; в горах тропиков Южной Америки; при понижении температуры по мере продвижения с юга на север Центральной и Северной Америки. (По вертикали указана высота растений в метрах.)



Рис. 246. Растения-гидрофиты поселяются у берегов озера на начальных стадиях его зарастания

и почвы (в нижних ярусах сырых лесов, на заболоченных участках). *Мезофиты* растут при среднем увлажнении и переносят не очень сильные засухи. *Ксерофиты* обитают в условиях недостаточного увлажнения.

Влияние света на фото- и гетеротрофов. Практически вся энергия поступает на Землю в виде солнечного излучения, состоящего из видимого света, ультрафиолетовых и инфракрасных лучей.

Влияние света на фототрофов. *Фототрофы* — организмы, способные преобразовывать энергию света в энергию химических связей, используемую затем для синтеза органических веществ из неорганических. К фототрофам относятся цианобактерии (сине-зеленые «водоросли»), некоторые другие бактерии, одноклеточные и многоклеточные водоросли и высшие растения. У зеленых растений свет стимулирует синтез хлорофилла.

Потребности разных растений в свете неодинаковы. *Световые растения* обитают на открытых местах, они приспособлены к свету высокой интенсивности и плохо чувствуют себя при затенении. *Теневые растения* обычно живут под пологом леса и приспособлены к низкой интенсивности света. *Теневыносливые* растения могут жить при разной интенсивности света. К теневыносливым относятся, например, многие деревья, начинающие свой рост под пологом леса, а затем выходящие в его верхние ярусы.

Роль света в жизни гетеротрофов. Для многих микробов и некоторых животных прямой солнечный свет губителен. *Гетеротрофы* — организмы, потребляющие готовые органические вещества и не способные к их синтезу из неорганических. Они могут жить в условиях постоянной темноты: в океанских глубинах, пещерах, глубоких слоях почвы.

В жизни большинства животных свет играет важную роль. Животные, ориентирующиеся с помощью зрения, приспособлены к определенной освещенности. Поэтому практически все животные имеют выраженный суточный ритм активности и заняты поисками пищи в определенное время суток. Многие насекомые и птицы, как и человек, способны запоминать положение Солнца и использовать его как ориентир, позволяющий находить обратную дорогу. Для многих планктонных животных изменения освещенности служат стимулом, вызывающим вертикальные миграции. Обычно ночью мелкие планктонные животные поднимаются в верхние слои, более теплые и богатые пищей, а днем опускаются на глубину.

Фотопериодизм. В жизни большинства организмов важную

роль играет смена сезонов года. Со сменой сезонов меняются многие факторы среды: температура, количество осадков и др. Однако наиболее закономерно изменяется длина светового дня. Для многих организмов изменение длины дня служит сигналом смены сезонов. Реагируя на изменения длины дня, организмы подготавливаются к условиям наступающего сезона. Эти реакции на изменение длины дня называют *фотопериодическими реакциями* или *фотопериодизмом*. От длины дня зависят сроки цветения и другие процессы у растений. У многих пресноводных животных укорочение дней осенью вызывает образование покоящихся яиц или цист, переживающих зиму. Для перелетных птиц сокращение светлого времени суток служит сигналом к началу миграции. У многих млекопитающих от длины дня зависит созревание половых желез и сезонность размножения. Как показали недавние исследования, у многих людей, живущих в умеренном поясе, короткий фотопериод в зимнее время вызывает нервное расстройство — депрессию. Для лечения этого заболевания человека достаточно каждый день в течение определенного периода времени освещать ярким светом.

Часто фотопериодическая реакция наступает лишь при сочетании определенной длины дня и какого-то второго стимула. Например, при слишком низкой температуре растения не зацветают даже при подходящем фотопериоде. Лишь когда температура станет выше некоторого критического уровня, данный вид растений начинает реагировать на фотопериод.

?

1. Для чего и в ходе каких процессов расходуют воду животные? растения?

2. Какие растения получают воду не из почвы?

3. Какие крупные млекопитающие встречаются в пустынях? Каковы их приспособления к жизни в условиях пустыни?

4. Наибольшее число видов водных животных обитает в морской воде, меньшее число — в пресной воде и меньше всего — в солоноватой воде. Как вы думаете, какими причинами это обусловлено?

5. Какие сходные приспособления к жизни на суше возникли у животных и растений? у позвоночных и членистоногих?

6. Повторите материал физической географии. Вспомните, вследствие чего происходит смена сезонов года; как происходит атмосферная циркуляция; чем определяется направление основных океанических течений; от чего зависит количество осадков в данной местности.

7. Как вы думаете, почему многие растения тропического пояса чувствительны даже к очень небольшим изменениям длины дня? С участием каких физиологических механизмов фотопериод может влиять на половое поведение и размножение млекопитающих?

8. «Правило Бергмана» обычно выполняется лишь в определенном диапазоне широт: до некоторой широты (часто у границы тайги и тундры) размеры гомойотермных животных растут, а дальше к северу вновь уменьшаются. Есть и примеры, прямо противоречащие «правилу Бергмана»: самый крупный подвид белой куропатки обитает на юге, в лесостепи, а самый мелкий — в тундре. Чем, по-вашему, могут объясняться эти «нарушения правил»?

§ 87. Общие закономерности воздействия абиотических факторов. Экологическая ниша

Диапазон устойчивости, пределы устойчивости и оптимум — Регулирующие факторы. Правило минимума и ограничивающий фактор — Взаимодействие факторов — Понятие экологической ниши

Диапазон устойчивости, пределы устойчивости и оптимум. По отношению к любому фактору вид обладает определенным *диапазоном устойчивости,* или *толерантности* (рис. 247). Этот диапазон ограничен пределами устойчивости (толерантности): если фактор выходит за пределы толерантности, организм погибает. При значениях фактора, близких к пределам толерантности, организм обычно может существовать лишь непродолжительное время. В более узком интервале условий возможно длительное существование и рост особей. Еще в более узком диапазоне происходит размножение, и вид может существовать неограниченно долго.

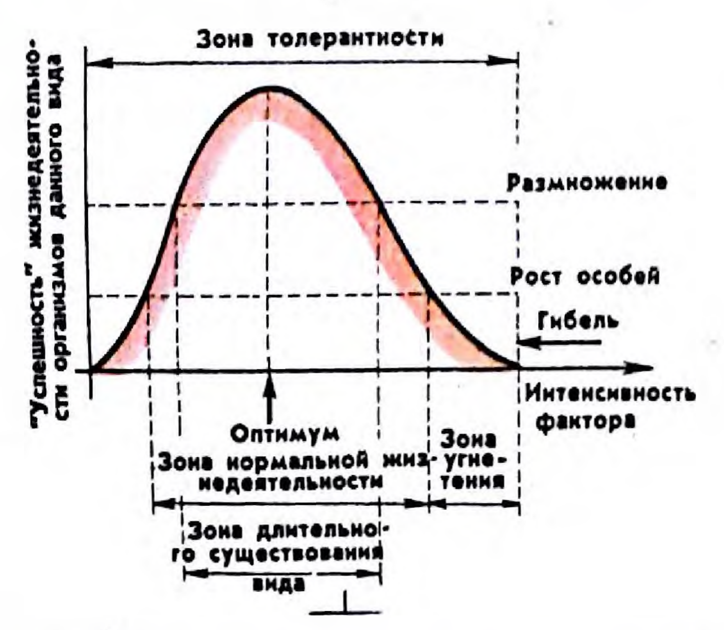


Рис. 247. Схема зависимости между жизнедеятельностью вида и интенсивностью фактора среды. (Вид может длительно существовать лишь в той части зоны толерантности, где возможно размножение.)

Обычно где-то в средней части диапазона устойчивости имеются условия, наиболее благоприятные для жизнедеятельности, роста и размножения. Эти условия называют оптимальными или *оптимумом. Оптимум* — такие условия, в которых особи данного вида оказываются наиболее приспособленными (т. е. оставляют наибольшее число потомков). На практике выявить такие условия сложно, и обычно определяют оптимум для отдельных показателей жизнедеятельности — скорости роста, выживаемости и т. д.

В зависимости от ширины диапазона устойчивости к тем или иным факторам организмы делятся на *стенобионтов* и *эврибионтов.* Например, стенофаги имеют узкий спектр пищевых объектов, а эврифаги питаются разнообразной пищей; стенотопные (греч. topos — место) виды встречаются в одном местообитании, а эвритопные — в разнообразных.

Регулирующие факторы. «Правило минимума» и ограничивающий фактор. Любой фактор среды может ограничивать рост численности популяции. Если фактор в конкретной ситуации действительно влияет на численность, его называют регулирующим. Регулирующими факторами могут быть как ресурсы (количество пищи для животных, содержание минеральных солей в почве для растений), так и условия (температура, влажность). Регулирующими могут быть и биотические факторы. Например, воздействие на популяцию хищников или паразитов.

Поиск регулирующих факторов — важная задача многих исследований. Какой же фактор будет сильнее всего влиять на популяцию, определяя ее

численность, или биомассу, или саму возможность существования в данной местности? Очевидно, это фактор, который в наибольшей степени отклоняется от оптимального значения — приближается к пределам толерантности или выходит за эти пределы. Если это условие среды или незаменимый ресурс, то даже при оптимальных значениях всех остальных факторов популяция будет угнетена или не сможет существовать. Такой фактор, сильнее всего влияющий на популяцию, называется *ограничивающим* или *лимитирующим*.

Понятие о лимитирующих факторах было введено еще в 1840 г. химиком Ю. Либихом. Либих изучал влияние на рост растений содержания различных химических элементов в почве. Он сформулировал принцип: «Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени». Этот принцип известен под названием правила минимума Либиха. В качестве наглядной иллюстрации правила Либиха часто изображают бочку, у которой образующие боковую поверхность доски имет разную высоту (рис. 248). Длина самой короткой доски определяет уровень, до которого можно наполнить бочку водой. Можно сказать, что длина этой доски — лимитирующий фактор для количества воды, которую можно налить в бочку. Длина других досок уже не имеет значения.

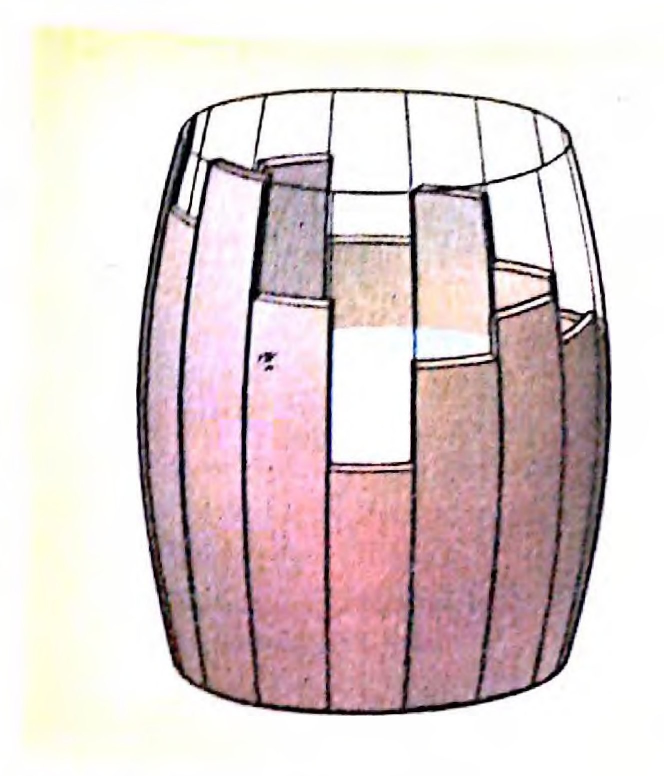


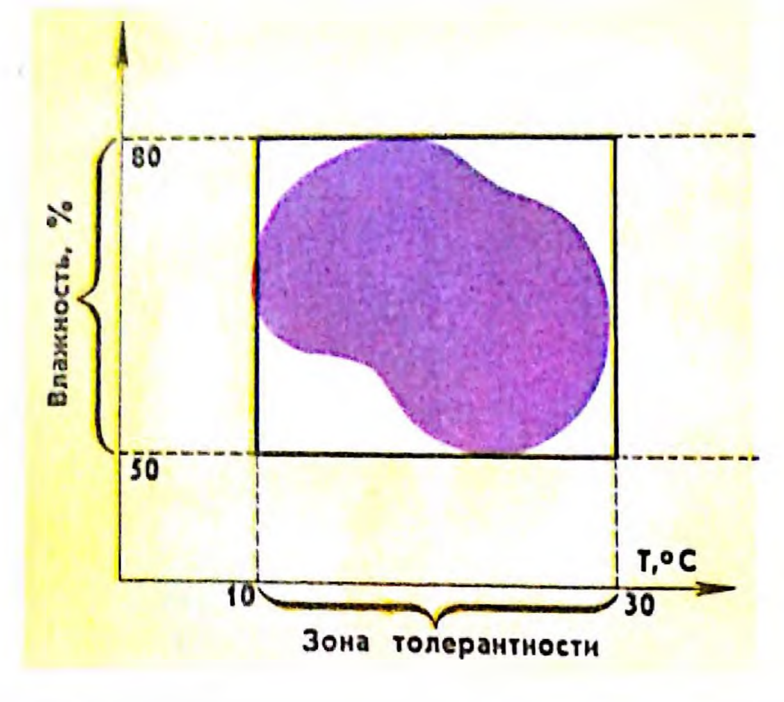
Рис. 248. «Бочка Либиха».

Иллюстрация «правила минимума». Вода может быть налита лишь до уровня самой короткой доски, высота ее служит «лимитирующим фактором» для количества воды, которое можно налить в бочку

Поясним правило минимума примерами. Пусть в почве содержатся все элементы минерального питания, нужные для данного вида растений, кроме одного из них, например бора. Рост растений на такой почве будет сильно угнетен или вообще невозможен. Если мы теперь добавим в почву нужное количество бора, это приведет к увеличению урожая. Но если мы будем вносить любые другие вещества и даже добьемся того, что все они будут содержаться в оптимальных количествах, а бор будет отсутствовать — это не даст никакого эффекта. Точно так же, если кислотность (pH) почвы отклоняется от оптимума для ржи, то никакие агротехнические мероприятия, кроме снижающего кислотность известкования, не помогут существенно увеличить урожай ржи на данном поле.

Правило минимума имеет очень важное значение для сельскохозяйственной практики и для понимания функционирования природных экосистем. Однако как и большинство экологических правил и законов, правило минимума применимо не во всех случаях.

Например, это правило неприложимо для случая взаимозаменяемых



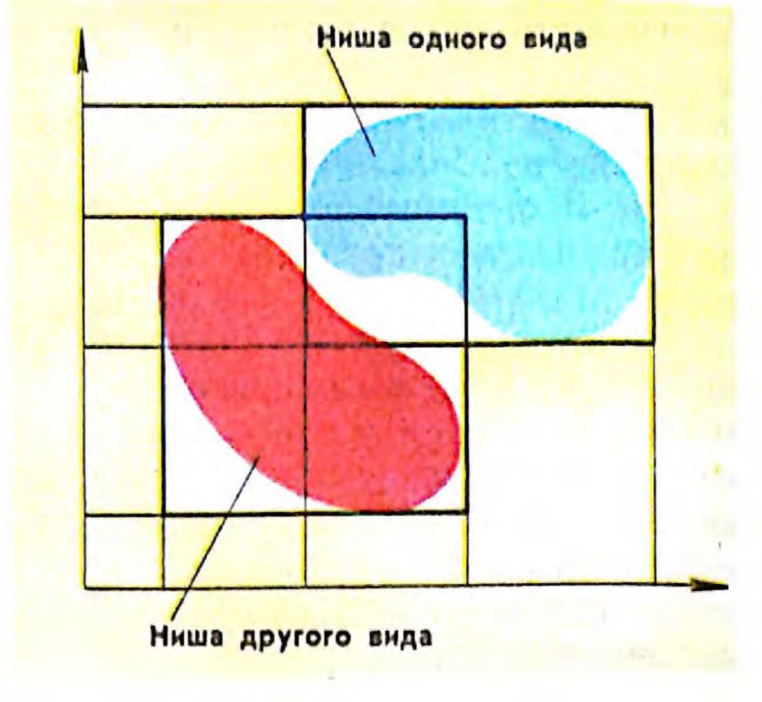


Рис. 249. Экологические ниши в зависимости от двух факторов.

Слева: фундаментальная ниша (обозначена цветом) — лишь часть прямоугольника, ограниченного пределами толерантности; *справа*: зоны толерантности двух видов перекрываются, а их экологические ниши — нет

ресурсов: увеличение количества одного из них может компенсировать отсутствие другого. Так, если в почве не хватает нитратов, это можно компенсировать, добавляя в почву аммиак: растения способны усваивать обе эти формы азота.

Взаимодействие факторов. Понятие экологической ниши. Мы уже отмечали (§ 86), что экологические факторы взаимодействуют между собой. Теперь рассмотрим, как происходит это взаимодействие. Посмотрите на рисунок (249, *слева*). По оси абсцисс на нем отложена температура, по оси ординат — относительная влажность воздуха. Как изобразить на этом рисунке область, в которой может существовать вид, переносящий температуру от 10 до 30°C и влажность от 50 до 80%? Очевидно, такой областью будет прямоугольник. Однако, рассуждая так, мы принимаем, что между этими двумя факторами нет взаимодействия, т. е. пределы переносимых температур не зависят от влажности (и наоборот). Из предыдущих параграфов ясно, что в большинстве случаев подобное допущение вряд ли оправдано. Логичнее предположить, что при экстремальных значениях температуры организм может существовать в более узких пределах влажности, чем при оптимальной температуре. Если факторы взаимодействуют подобным образом, то зона, в которой может существовать вид, на нашем рисунке будет выглядеть как заштрихованная область, вписанная в прямоугольник.

Опыты показывают, что действительно разные факторы среды обычно взаимодействуют подобным образом: при экстремальных значениях одного из факторов диапазон устойчивости к другим факторам сокращается.

На самом деле не только влажность и температура, но и все факторы среды так или иначе взаимодействуют между собой. Организмы приспосабливаются ко всей совокупности действующих на них факторов. *Комплекс факторов, которые требуются для существования вида,*

включая его связи с другими видами в сообществе, называются экологической нишей. Иными словами, экологическая ниша — характеристика всех сторон образа жизни данного вида. Важные данные о нише — «обстоятельства места и времени», т. е. то, как вид использует местообитание (например, в каких местах и в какое время особи добывают пищу).

Различают фундаментальную и реализованную ниши. Фундаментальная экологическая ниша — те условия, в которых вид в принципе может существовать. Реализованная ниша — условия, где вид реально встречается в данном сообществе. Реализованная ниша всегда составляет некоторую часть фундаментальной.

Практически невозможно дать полное описание экологической ниши вида. На практике исследователь выделяет несколько факторов, или «измерений» ниши, которые его интересуют, и изучает требования вида к этим факторам. Например, нишу вида в отношении влажности и температуры можно изобразить графически (это и есть закрашенное пятно в пределах прямоугольника, см. рис. 249). Обратите внимание, что даже при существенном перекрывании значений факторов, при которых могут существовать два вида, их экологические ниши могут и не перекрываться.

Итак, каждый вид имеет свою экологическую нишу. Экологическая ниша вида определяет его распространение и роль в сообществах.

?

1. Предложите способы, с помощью которых можно установить оптимум температуры для данного вида животных. Будет ли эта оптимальная температура строго определенной?

2. Приведите примеры видов, которые по отношению к одному из факторов являются эврибионтными, а по отношению к другому — стенобионтными.

3. Как вы думаете, какие факторы могут лимитировать: а) рост численности хлореллы в колбе; б) численность популяции большой синицы в лесу; в) урожай пшеницы на поле; г) рост численности мышей в клетке при избытке пищи?

4. Существует ли для каждого вида лишь один лимитирующий фактор или их может быть несколько? Ответ обоснуйте.

5. Как вы думаете, по каким причинам реализованная экологическая ниша вида становится меньше, чем фундаментальная ниша?

Иногда говорят о нишах целых групп видов, имеющих в сообществе определенную «профессию» («ниша крупных ночных хищников», «ниша зерноядных грызунов»). Какие животные занимают нишу наземных хищников, бегающих за добычей, на каждом из континентов?

6. Многие животные, ранее занимавшие ниши крупных степных травоядных в Северной Америке и Евразии, вымерли или сохранились только в заповедниках. Как вы думаете, почему это произошло?

Глава XVI. **ПОПУЛЯЦИИ**

§ 88. Понятие популяции в экологии. Основные свойства популяций

Понятие популяции в экологии — Популяционная структура вида — Структура и динамика численности

Понятие популяции в экологии. Природные сообщества состоят из популяций различных организмов. Популяция — любая способная к само-

воспроизведению территориальная группировка особей одного вида.

Можно, например, говорить о популяции дафний в пруду; голубей в городе. Но нередко дело обстоит иначе: ведь личинки и взрослые особи или разные стадии жизненного цикла могут населять разные местообитания и даже разные среды. Так, головастики живут в пруду, а травяные лягушки — в окружающем лесу. Эколог, изучающий связи между лягушками и другими видами в биоценозе, может рассматривать головастиков и взрослых лягушек как две разные популяции. Если же изучаются изменения численности, то приходится рассматривать и головастиков, и лягушек как единую популяцию.

Популяционная структура вида. Вид, как правило, включает множество популяций. Изоляция между ними почти никогда не бывает абсолютной: между отдельными популяциями происходит обмен особями благодаря миграциям. Степень изолированности популяций зависит от способности особей к расселению, от наличия географических преград в пределах ареала вида, а также от характера местообитаний. Например, растение, обитающее только под пологом деревьев, в лесостепной зоне будет представлено отдельными изолированными популяциями; в лесной зоне тот же вид может иметь сплошное распространение и здесь границы между его популяциями провести трудно. Изолированность популяций может зависеть от численности вида. Например, при вспышках численности грызунов происходит их активное расселение, и территории, занятые отдельными популяциями, могут сливаться.

В пределах вида существуют обособленные группировки особей разного «ранга». Так, популяции многих млекопитающих состоят из семейных групп или стад. Растения в лесу образуют отдельные «пятна», или куртины. В зависимости от задач исследования такие группы особей могут рассматриваться и как части одной популяции, и как отдельные «микропопуляции».

Структура и динамика численности популяции. Особи в популяциях сложным образом взаимодействуют между собой. Специфические внутривидовые взаимодействия — это отношения между особями разного пола и между родителями и потомками, связанные с продолжением рода. Кроме этих отношений в популяциях наиболее развиты два противоположных типа взаимосвязей — конкуренция и взаимопомощь; иногда может иметь место хищничество внутри вида (каннибализм) и другие формы взаимодействия особей. От взаимоотношений особей в популяции между собой и со средой обитания зависят структура популяции и динамика численности.

Структура популяции — это ее подразделенность на части (или группы) и соотношение этих частей. Структура популяции может изучаться в разных аспектах. Возрастная структура — соотношения численностей особей разного возраста (см. § 89). Половая структура — соотношение количества самцов и самок. Генетическая и фенетическая структура — соотношение в популяции особей с разными генотипами и фенотипами.

Пространственная структура популяции — особенности размещения особей в пространстве. Она зависит от свойства местообитания и от биологических особенностей вида. Часто особи одного вида образуют скопления или группы. У многих

животных семейные группы, стаи или отдельные особи постоянно держатся на определенной территории. Таким животным свойственно территориальное поведение. С помощью специальных сигналов животные показывают, что участок занят, и часто охраняют его, изгоняя вторгшихся особей того же вида. Другие животные (например, северные олени, куланы) кочуют по обширным пространствам, придерживаясь определенных путей миграции. При этом территории, используемые отдельными стадами, могут сильно перекрываться. Пространственная структура популяции может изменяться во времени; она зависит от сезона года, от численности популяции, от возрастной структуры и др.

Динамика численности — это изменения числа особей в популяции. *Численность,* или *поголовье* — это общее число особей в данной популяции. Чаще всего на практике определить общую численность популяции невозможно, и определяют *плотность популяции* — число особей, приходящихся на единицу площади (или объема, если особи обитают в толще воды или почвы).

Даже при постоянной численности популяция обновляется вследствие смены поколений и миграций. Изменения численности зависят от соотношения прибыли новых особей благодаря рождению и вселению из других популяций и убыли в результате гибели и выселения особей. Изучая эти процессы и их зависимость от факторов среды, экологи пытаются установить, чем определяются изменения численности или ее сохранение на том или ином уровне. Результаты этих исследований имеют важное практическое значение: они ложатся в основу предсказаний вспышек численности вредителей, позволяют оптимально использовать популяции промысловых животных и др.

?

1. Приведите примеры взаимосвязи между динамикой численности и пространственной структурой популяций.

2. Приведите примеры видов с четко изолированными популяциями и с отсутствием резких границ между соседними популяциями.

3. Вспомните (§ 32), благодаря чему поддерживается соотношение полов, близкое к 1:1, в популяции человека. В популяциях многих животных соотношение самок и самцов может заметно отклоняться от 1:1. Как вы думаете, чем могут вызываться такие отклонения? Могут ли они иметь приспособительное значение?

4. Посредством каких методов можно оценить общую численность популяций? Какие из этих методов наиболее пригодны для определения численности деревьев в лесу? рыб в озере? муравьев в муравейнике? оленей в тундре?

5. Многие животные часть года проводят поодиночке или парами, а в некоторые сезоны образуют стаи. Приведите примеры таких животных и проанализируйте, с какими особенностями их образа жизни связано это явление.

6. Два «крайних» типа распределения особей в пространстве — равномерное (причем вероятность нахождения рядом с другой особью меньше, чем на некотором удалении от нее) и аггрегированное (наоборот, особи образуют группы). Как вы думаете, при каких условиях возникают эти два типа распределения? Рассмотрите вопрос отдельно для животных и растений, а затем сделайте общие выводы.

§ 89. Динамика численности популяций

Биотический потенциал и экспоненциальный рост численности — Рост численности при ограниченных ресурсах. Емкость среды — Рождаемость и смертность. Возрастная структура и кривые выживания — Математические модели динамики численности

Биотический потенциал и экспоненциальный рост численности. Все живые организмы теоретически способны к очень быстрому увеличению численности. При неограниченных ресурсах и отсутствии гибели от болезней, хищников и т. п. даже при низкой исходной численности популяция любого вида за сравнительно короткий промежуток времени может так вырасти, что покроет весь земной шар сплошным слоем. Способность к увеличению численности за данный промежуток времени называют биотическим потенциалом вида. У разных видов биотический потенциал резко различается. У крупных млекопитающих даже при самых благоприятных условиях численность может возрастать лишь в 1,05—1,1 раза в год. У мелких насекомых и ракообразных (например, тлей, дафний) численность за год может вырасти в 10^{10}—10^{30} раз. Еще быстрее растет численность у бактерий или одноклеточных водорослей. Однако во всех этих случаях в идеальных условиях численность будет расти в геометрической прогрессии (за определенный интервал времени увеличивается во столько-то раз, а не на столько-то).

Рост численности в геометрической прогрессии называется *экспоненциальным ростом*. График зависимости численности популяции от времени при экспоненциальном росте представляет собой кривую, которая называется *экспонентой* (рис. 250, *вверху*). Величина изменения численности за единицу времени называется *абсолютной скоростью роста численности*. Эта величина зависит от численности: например, из графика на рисунке видно, что чем больше численность, тем больше и абсолютная скорость роста. *Удельная скорость роста численности* — это скорость прироста на душу населения; эта величина и отражает биотический потенциал.

Экспоненциальный рост реально наблюдается, когда популяция растет в условиях избытка ресурсов (пищи, места для размножения) и не испытывает воздействия неблагоприятных факторов. Экспоненциальным может быть рост лабораторных популяций микроорганизмов (дрожжей, бактерий, хлореллы) на начальной фазе их роста. В природе экспоненциальный рост наблюдается при вспышках численности саранчи, непарного шелкопряда и других насекомых. Экспоненциально может расти численность популяций, вселенных в новую местность, где у них мало врагов и много пищи (классический пример — рост численности кроликов, завезенных в Австралию). Во всех этих случаях экспоненциальный рост наблюдается в течение коротких промежутков времени, после чего скорость роста численности снижается.

Рост численности при ограниченных ресурсах. Емкость среды. По мере увеличения плотности популяции рост численности замедляется, так как условия для роста и размножения особей становятся менее благоприятными. Например, животным при высокой плотности популяции может не хватать пищи. Растения начинают затенять друг друга или им

не хватает влаги. В пробирке с культурой микробов накапливаются продукты обмена, замедляющие темп деления клеток. По мере ухудшения условий удельная скорость роста снижается, и при некоторой плотности численность популяции перестает расти. Эту предельную плотность, которой может достигать популяция в данных условиях, называют *емкостью среды*.

Емкость среды зависит от наличия ресурсов для данного вида. Например, там, где пищи больше, популяция может достигать более высокой плотности. Иногда емкость среды определяется невозобновляющимися ресурсами. Это, например, пригодные для поселения участки или места для гнездования. Как только все такие места заняты, плотность популяции больше не может расти. В других случаях емкость среды достигается при состоянии равновесия между популяцией и возобновляющимися ресурсами: пищей, водой, кислородом и т. д. При плотности популяции, равной емкости среды, скорость потребления ресурсов равна скорости их возобновления. Если плотность становится больше емкости среды, то ресурсов становится слишком мало, в популяции возрастает смертность или резко снижается рождаемость, и ее плотность начинает понижаться.

Таким образом, если рост популяции ограничен ресурсами, то после достижения емкости среды численность популяции колеблется возле некоторого среднего уровня (см. рис. 250, *внизу*).

Рождаемость и смертность. Возрастная структура и кривые выживания. В популяциях микроорганизмов удельная скорость роста зависит от скорости деления клеток. Исходные клетки делятся на дочерние, что и определяет прирост численности.

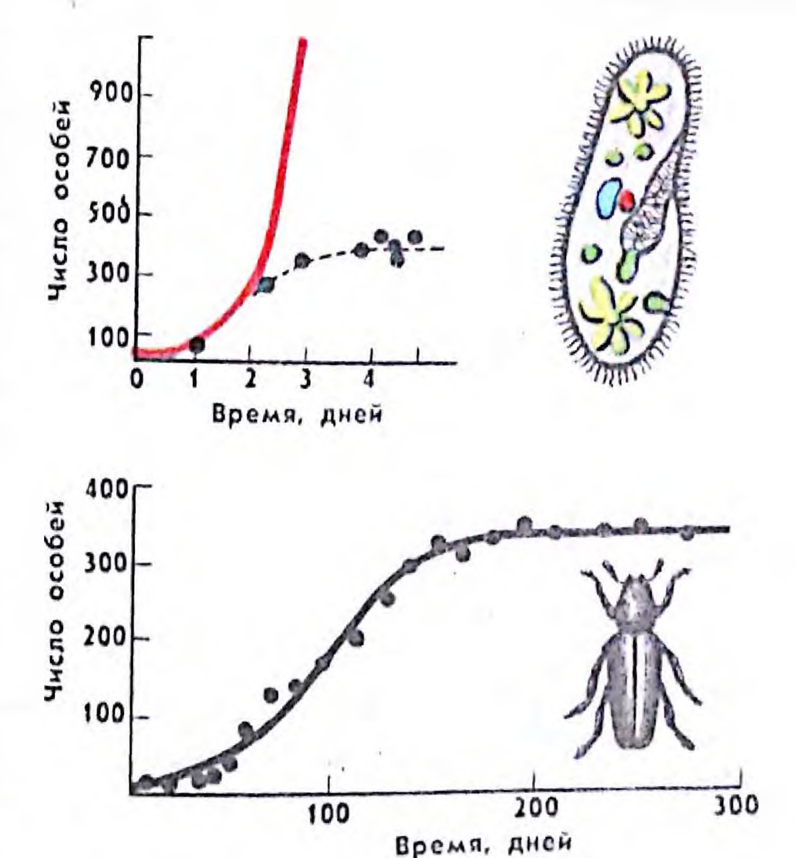


Рис. 250. Реальная и теоретическая кривые роста численности инфузорий-туфелек (*вверху*) и рост численности жуков определенного вида в культуре (численность меняется по правилам логистического роста)

Красная — теоретическая кривая (экспонента); *черная* — в реальной культуре рост численности замедляется и через определенное время останавливается

В популяциях многоклеточных организмов удельная скорость роста зависит от рождаемости и смертности.

Рождаемость характеризует частоту появления новых особей в популяции. Различают рождаемость абсолютную и удельную. *Абсолютная рождаемость* — число особей, появившихся в популяции за единицу времени. *Удельная рождаемость* выражается в числе особей на особь в единицу времени. Например, для популяций человека как показатель удельной рождаемости обычно используют число детей, родившихся в год на 1000 человек.

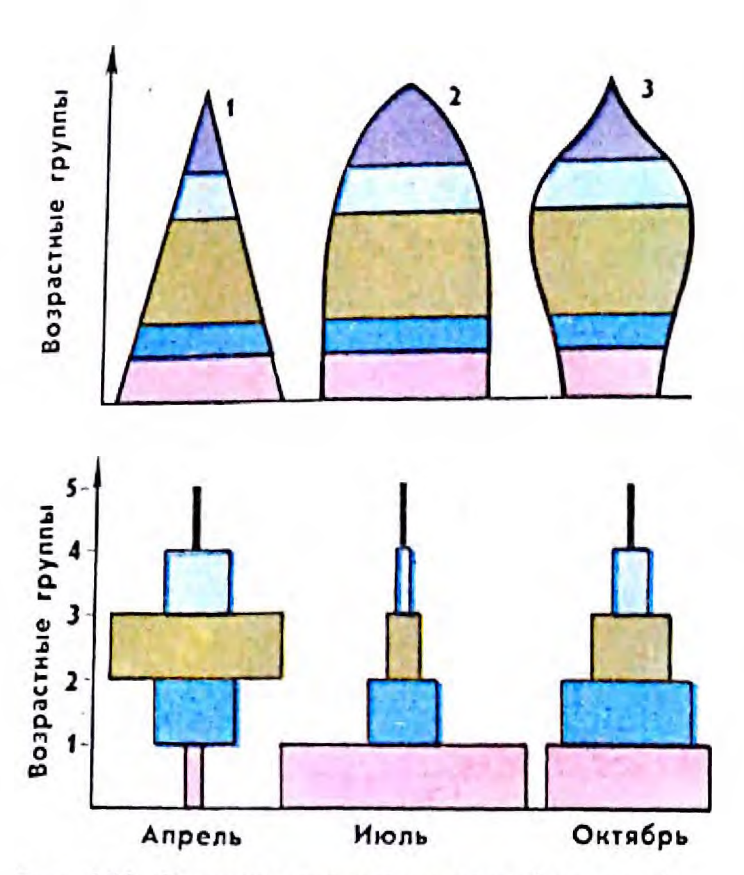


Рис. 251. Возрастная структура популяций.

Вверху — схема возрастной структуры: растущей (*1*), стабильной (*2*) и сокращающейся (*3*) популяций. *Внизу* — сезонные изменения возрастной структуры популяции одного из видов моллюсков. Разным цветом показаны различные возрастные группы

Смертность (абсолютная и удельная) характеризует скорость убывания численности популяции вследствие гибели особей от хищников, болезней, старости и др.

В замкнутых популяциях (таких, в которых нет миграции) полное изменение численности определяется соотношением рождаемости и смертности. Если рождаемость выше смертности, то удельная скорость роста положительная. Если же смертность выше рождаемости, то удельная скорость роста становится отрицательной, и численность популяции начинает убывать.

Рождаемость и смертность, динамика численности напрямую связаны с возрастной структурой популяции. Чтобы описать возрастную структуру, в популяции выделяют возрастные группы, состоящие из организмов одного возраста, и оценивают численность каждой из этих групп. Результат обычно представляют в виде диаграмм (рис. 251, *вверху*). Если в популяции размножение происходит постоянно, то по возрастной структуре можно установить, сокращается или увеличивается численность. Если основание диаграммы широкое (рис. 251, *1*), это значит, что рождается больше потомства, чем в предыдущий период, рождаемость превышает смертность и численность растет. Если же особей младших возрастных групп меньше, чем более старых, то численность будет сокращаться (рис. 251, *3*). У видов с периодическим размножением (например, раз в год) возрастная структура популяций резко различается в разные сезоны (рис. 251, *внизу*).

Условия существования особей разного возраста в популяции часто резко различны. Различна и их смертность, например, личинки многих беспозвоночных и рыб подвержены гораздо более высокой смертности, чем взрослые особи.

Чтобы предсказать изменения численности реальной природной популяции, нужно знать ее возрастную структуру, половой состав (ведь численность потомства зависит от процента самок), а также плодовитость особей разного возраста. Математические модели, учитывающие эти показатели, достаточно сложны и требуют для расчетов применения компьютеров.

Математические модели динамики численности. Рассмотрим лишь простейшие математические модели, описывающие экспоненциальный рост и рост при ограниченных ресурсах.

Рост численности в геометрической прогрессии можно описать с по-

мощью простых уравнений. Пусть в популяции с исходной численностью в N особей за промежуток времени Δt появляется ΔN новых особей. Если число вновь появившихся особей прямо пропорционально N и Δt, то имеем уравнение $\Delta N = r \cdot \Delta t \cdot N$. Разделив обе его части на Δt, получим

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r \cdot N \qquad (1)$$

Величина $\frac{\Delta N}{\Delta t}$ — абсолютная скорость роста численности, r — биотический потенциал или удельная скорость роста численности.

За малый промежуток времени изменение численности равно ее производной $\frac{dN}{dt}$, и уравнение (I) можно переписать так:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \qquad (2)$$

Решение этого уравнения — функция

$$N(t) = N_0 \cdot e^{rt} \qquad (3)$$

Здесь e — основание натуральных логарифмов ($e \approx 2{,}72...$). График этой функции и есть экспонента (см. рис. 250, *вверху*).

В модели экспоненциального роста удельную рождаемость b и удельную смертность d можно обозначить как $\frac{\Delta N}{N \Delta t}$.

При этом в замкнутой популяции

$$\Delta N \approx b \cdot N \cdot \Delta t - d \cdot N \cdot \Delta t;$$
$$r = b - d \qquad (4)$$

Если смертность выше рождаемости, то убывание численности тоже описывается уравнением (3), но с отрицательным r. Такой процесс называют экспоненциальным затуханием численности.

Модель динамики численности популяции при ограниченных ресурсах предложил в 1845 г. французский математик Ферхюльст. Уравнение, которое носит его имя, выглядит так:

$$\frac{dN}{dt} \approx r \cdot N - m \cdot N^2 \qquad (5)$$

Уравнение Ферхюльста отличается от уравнения экспоненциального роста тем, что в правой его части добавляется выражение — mN^2. Это выражение учитывает число встреч животных, при которых они могут конкурировать за какой-либо ресурс: вероятность встречи двух особей пропорциональна квадрату численности (точнее, плотности) популяции. У многих животных рост численности популяции действительно ограничивается именно частотой встреч особей.

Перепишем уравнение Ферхюльста следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} \approx (r - mN)N \qquad (6)$$

Выражение в скобках — удельная скорость роста численности. Здесь она непостоянна и убывает с увеличением численности популяции. Это отражает усиление конкуренции за ресурсы по мере роста численности.

Если в уравнении (5) вынести в правой части rN за скобки и обозначить $\frac{m}{r}$ за $\frac{1}{K}$, то получим

$$\frac{dN}{dt} \approx rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \qquad (7)$$

Если N мало по сравнению с k, то выражение в скобках близко к единице: при этом уравнение (7) переходит в уравнение экспоненциального роста. График роста численности будет при малых N близок к экспоненте. Когда N близко к k, выражение в скобках близко к нулю, т. е. численность популяции перестает увеличиваться. Отсюда ясно, что k в данной модели — это и есть емкость среды. При N больших, чем k, абсолютный

прирост численности становится отрицательным, и численность убывает до величины, равной емкости среды. График зависимости численности популяции от времени, соответствующий решению уравнения (7), — S-образная кривая, подобная изображенной на рисунке 250, *внизу*. Эта кривая называется *логистической кривой*, а рост численности, соответствующий уравнению (7), — *логистический рост*.

На логистической кривой есть точка, где абсолютная скорость роста численности максимальна. Можно показать, что максимальная скорость роста достигается, когда численность равна $\frac{k}{2}$.

Популяции, существующие в условиях ограниченных ресурсов, часто хорошо подчиняются правилам логистического роста. Например, когда овцы были завезены на Тасманию, рост их стада описывался логистической кривой. Но правила логистического роста приложимы не ко всем случаям. Например, у размножающихся половым путем видов при слишком низкой численности мала вероятность встреч особей разного пола, и размножение может вообще прекратиться.

?

1. Численность лабораторной популяции простейших растет экспоненциально. В некоторый момент эта численность равна 50 особям, а через час достигла 150 особей. Найдите удельную скорость роста для этой популяции.

2. Удельная скорость роста численности для серой крысы равна 5 особей на особь в год, а для рисового долгоносика — 40 особей на особь в год. Постройте график экспоненциального роста для этих видов (по оси абсцисс отложите месяцы, а по оси ординат — численность).

3. Как вы думаете, какой тип кривой выживания из изображенных на рисунке 248 характерен для: человека; дождевого червя; воробья; устрицы, луны-рыбы; слона?

4. Как вы думаете, по каким причинам при достижении некоторой плотности популяции прекращается рост численности мышей в загоне при избытке пищи? дрожжей в колбе?

5. Зависит ли емкость среды от плодовитости организмов данной популяции?

6. Рост бактерий в чашке Петри часто идет по логистическому закону. Почему так происходит, если бактерии неподвижны и не встречаются друг с другом?

7. Какое количество овец целесообразно иметь на Тасмании, если овцы выращиваются на мясо? А если для производства шерсти?

8. Докажите, что максимальная скорость роста в случае логистического роста достигается при численности, равной половине емкости среды.

§ 90. Колебания численности и гомеостаз популяций

Колебания численности популяций и их причины — Факторы, зависящие и не зависящие от плотности популяций — Механизмы действия факторов, зависящих от плотности — Обратные связи и гомеостаз в популяциях.

Колебания численности популяций и их причины. В природе численность популяций испытывает колебания. Амплитуда и период этих колебаний зависят от особенностей вида и от условий среды обитания.

У многих крупных позвоночных при относительно постоянных условиях внешней среды численность колеблется всего в несколько раз. В основном она держится на постоянном уровне, отклонения от которого возникают в случайные моменты времени. Так, наблюдения орнитоло-

гов за популяциями серой цапли в ряде районов Англии показали, что после особенно холодных зим численность птиц снижалась, а в последующие несколько лет вновь достигала обычного уровня. При этих колебаниях общая численность менялась всего в 2—3 раза.

В популяциях многих насекомых даже ежегодные колебания численности около среднего значения имеют гораздо большую амплитуду — численность колеблется в 40—50 раз. В отдельные годы при возникновении особо благоприятных условий возникают резкие вспышки численности, когда она возрастает в десятки тысяч и даже в миллионы раз. Например, наблюдения за странствующей саранчой за последние 300 лет показывают, что ее массовое размножение происходит через случайные интервалы времени, в среднем один раз в сорок лет.

Кроме подобных нерегулярных колебаний, у ряда организмов выявлены периодические колебания численности с достаточно постоянной длительностью цикла. Во всех этих случаях на численность влияют различные факторы. Например, для очень многих позвоночных показано, что их численность в основном зависит от обеспеченности пищей. Численность многих насекомых сильно зависит от погодных условий.

Факторы, зависящие и не зависящие от плотности популяций. Разнообразные факторы, влияющие на численность популяции, делят на зависящие и не зависящие от ее плотности.

К *не зависящим* от плотности относят абиотические факторы. Такие факторы, как суровая зима, сильный шторм или продолжительная засуха могут привести к резкому снижению численности самых разных популяций независимо от их исходной численности. Например, длительные летние дожди, во время которых насекомые прячутся, нередко приводят к гибели птенцов стрижей, сорокопутов и других птиц, выкармливающих потомство взрослыми насекомыми. Длительные снегопады и жесткий наст приводят к гибели птиц, кормящихся зимой на земле. При этом фактор, вызвавший изменение численности, сам не испытывает влияния этих изменений.

К *зависящим* от плотности относится большинство биотических факторов: конкуренция, воздействие хищников, обеспеченность пищей, распространение инфекций и др. В целом ряде случаев биотические факторы зависят от плотности монотонно: чем выше плотность популяции, тем сильнее влияние этих факторов. Например, чем выше плотность популяции растений, тем сильнее они затеняют друг друга. Зависимость от плотности может быть и более сложной. Так, при невысокой плотности популяций мелких млекопитающих или птиц их численность может поддерживаться на постоянном уровне вследствие воздействия хищников. Однако при вспышке размножения жертв хищники уже не могут «держать под контролем» их численность: скорость размножения хищников часто заметно ниже, чем у жертв, и количество уничтожаемых ими особей становится значительно меньше, чем прирост числа новых особей жертв.

Механизм действия факторов, зависящих от плотности. Обратные связи и гомеостаз в популяциях. Важная особенность зависящих от плотности факторов состоит в том, что их воздействие обычно сглаживает колебания численности; при возрастании плотности популяций способ-

ствует возвращению ее к среднему уровню. Таким образом, эти факторы действуют как механизм регуляции, способствующий поддержанию численности на определенном уровне, т. е. гомеостаза популяции. Рассмотрим подробнее, как действуют зависящие от плотности факторы.

При росте плотности популяции снижается обеспеченность пищей. У многих животных от потребления пищи прямо зависит плодовитость: при увеличении плотности популяции плодовитость падает, и это предотвращает дальнейший рост численности (рис. 252).

Другой пример внутривидовых взаимодействий, регулирующих плотность,— «самоизреживание» у растений. Молодые растения могут существовать при высокой плотности, не погибая. Но по мере роста, например, у деревьев увеличиваются размеры кроны, усиливается взаимное затенение, начинает не хватать воды. В результате часть деревьев погибает. В этом случае конкуренция регулирует численность, обеспечивая поддержание плотности, зависящей от возраста растений.

Важный фактор, зависящий от плотности,— распространение заболеваний. Обычно вероятность передачи инфекций возрастает с ростом плотности популяций.



Рис. 252. Зависимость плодовитости от плотности популяции у одного из видов дафний

При высокой плотности часто возникают массовые заболевания, и смертность от них приводит к падению численности.

Важную роль в регуляции плотности популяций у животных играют поведенческие факторы. Например, в популяциях многих грызунов при достаточно высокой плотности, когда особи слишком часто встречаются друг с другом, у них нарастает агрессивность и возникают гормональные расстройства, в частности у самок происходит рассасывание эмбрионов, численность перестает нарастать, что предотвращает перенаселение.

Другая форма поведения, приводящая к регуляции численности,— территориальность. Часто почти вся территория, занимаемая популяцией, поделена на индивидуальные участки. Молодые или слабые особи, не имеющие участка, как правило, не участвуют в размножении. При территориальном поведении численность популяции может быть значительно ниже емкости среды. Во всех этих случаях факторы, действие которых усиливается при увеличении плотности, снижают рождаемость или повышают смертность организмов. Ситуация, когда увеличение первой величины (плотности) вызывает рост второй величины (силы воздействия фактора), а этот рост, в свою очередь, приводит к уменьшению первой величины, называется действием по принципу отрицательной обратной связи.

В сообществах существуют сложные взаимодействия между видами, работающие по принципу отрицательной обратной связи. На численность популяции каждого вида влияют воздействия многих видов — хищников и паразитов. Например, численность насекомых при невысо-

кой плотности регулируется воздействием многоядных хищников (рис. 253). При более высокой плотности эти хищники уже не могут регулировать рост численности, но размножаются специализированные хищники и паразиты, сдерживающие дальнейший рост. Если темп роста еще увеличился, популяция вышла и из-под их контроля. Численность может понижаться вследствие вспышки инфекционных заболеваний. Множественность механизмов регуляции численности приводит к тому, что в природных сообществах очень редко происходит катастрофический рост численности, подрыв ресурсов и гибель популяции.

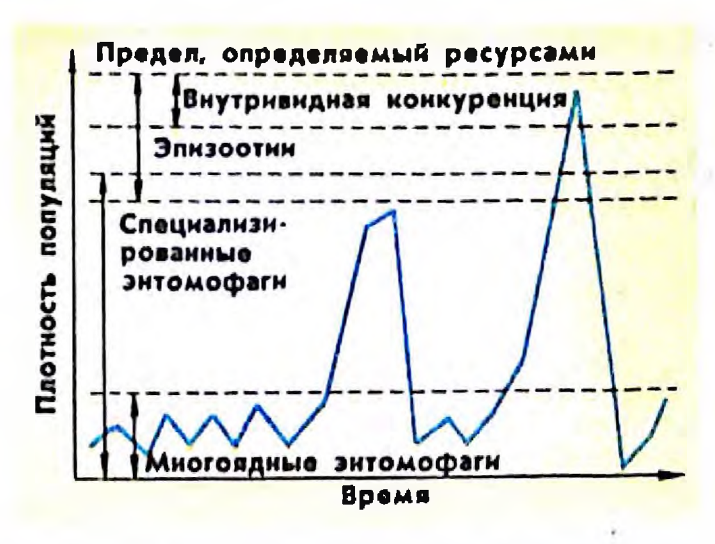


Рис. 253. Факторы, регулирующие численность насекомых при различной плотности популяции

? 1. Какие факторы, зависящие от плотности, могут влиять на численность микроорганизмов в природе? А какие — на численность крупных хищных птиц?

2. Относится ли к факторам, поддерживающим плотность популяции, наличие иерархии в стаях, стадах?

3. Приведите примеры действия отрицательной обратной связи при регуляции численности. В каких еще биологических системах действуют механизмы отрицательной обратной связи?

4. Какие факторы, зависящие от плотности, могли действовать на численность популяций первобытных людей? на человеческие популяции в средние века? Действуют ли эти факторы в наше время?

5. В перенаселенных популяциях многих грызунов у самок рассасываются эмбрионы, что предотвращает дальнейшее увеличение численности. Как вы думаете, каким образом этот признак мог быть закреплен естественным отбором — ведь вроде бы из двух самок больше шансов оставить потомство у той, которая все-таки родит детенышей (пусть шансы выживания потомства малы, но они все же больше, чем если потомства просто нет)?

6. Почему в сообществах, созданных человеком (посевы, лесные насаждения), чаще наблюдаются вспышки численности насекомых-вредителей, чем в природных сообществах?

§ 91. Экологические стратегии

Экологическая стратегия. Влияние условий среды на смертность — Представление об r- и k-стратегиях.

Экологическая стратегия. Влияние условий среды на смертность. Приспособления организмов в конечном счете направлены на то, чтобы повысить вероятность выживания и оставления потомства. Среди приспособлений выделяется комплекс признаков, называемый экологической стратегией. Экологическая стратегия — это общая характеристика роста и размножения данного вида. Сюда входят темп роста особей, время достижения половозрелости, плодовитость, периодичность размножения и др.

Экологическая стратегия зависит и от особенностей вида, и от условий среды. Особенно большое влияние на стратегию роста и размножения оказывают факторы, вызывающие смертность. Если смертность вызывается в основном резкими, непредсказуемыми изменениями абиотических факторов, то при этом обычно происходит неизбирательная элиминация (уничтожение) особей. Гибель той или иной особи не зависит при этом от ее качеств. Такое же влияние оказывают некоторые хищники, от которых трудно защищаться (например, кит — фактор неизбирательной элиминации для рачков-эвфаузиид, которыми он питается). В других случаях основную роль играют иные факторы отбора: внутри- или межвидовая борьба за ресурсы, хищники, охотящиеся на отдельных жертв. В этих условиях вероятность гибели зависит от качеств особи.

Представление об r и К-стратегиях. Экологические стратегии очень разнообразны. Однако среди этого разнообразия можно выделить два крайних типа, получившие название r- и К-стратегии (буквы r и К взяты из уравнения логистического роста). r-стратегия определяется отбором на повышение скорости роста популяции в периоды ее низкой плотности.

К-стратегия возникает под действием отбора на повышение выживаемости при высокой плотности популяции, близкой к емкости среды. Для К-стратегов характерны такие качества, как быстрое достижения половозрелости, большое количество мелких потомков, небольшие размеры и малая продолжительность жизни, а также высокая способность к расселению. К-стратеги медленно развиваются, имеют более крупные размеры и большую продолжительность жизни, образуют небольшое число более крупных, хорошо защищенных потомков.

r-стратегия встречается у организмов, живущих в среде с резкими и непредсказуемыми изменениями условий или в эфемерных (существующих очень недолго) биотопах, например, в пересыхающих лужах. Численность в популяциях таких организмов резко колеблется. В благоприятные периоды или при вселении в только что возникший биотоп она быстро возрастает, а при наступлении неблагоприятных условий резко снижается. При этом смертность не связана ни с индивидуальными особенностями, ни с плотностью популяции. В таких условиях отбор благоприятствует высокой скорости размножения. Благоприятный для размножения период очень короток, и особям выгодно быстро достигать половозрелости.

Если условия среды стабильны или меняются закономерно (например, в связи со сменой сезонов), то в такой среде могут существовать популяции с достаточно постоянной численностью, которые полно используют ресурсы. Чтобы дорасти до взрослого состояния и принять участие в размножении, молодые особи должны выдержать острую конкурентную борьбу. В таких условиях нецелесообразно затрачивать много ресурсов на продукцию большого числа потомков: выгоднее иметь немного потомков, но зато конкурентоспособных. Поэтому для К-стратегов характерны забота о потомстве, рождение немногих крупных детенышей или образование крупных семян и т. д.

Нужно иметь в виду, что одну и ту же среду обитания разные группы организмов могут использовать по-разному, поэтому в одном и том же биотопе могут сосуществовать виды

с r- и К-стратегией. Между этими крайними стратегиями существуют переходы, ни один из видов не подвержен только r- или только К-отбору. Хотя представление об r- и К-стратегиях схематично, оно полезно тем, что объясняет связь между разнокачественными характеристиками популяции и условиями среды.

? 1. Перечислите факторы отбора, которые способствуют выработке r- и К-стратегии.

2. Приведите примеры растений, которые, по вашему мнению, используют r-стратегию; для которых характерна К-стратегия.

3. Можно ли понятия о r- и К-стратегиях применять к разным особям одного вида? Ответ обоснуйте.

4. Какие виды грызунов следуют r-стратегии, а какие К-стратегии? Ответьте на тот же вопрос относительно рыб.

5. Как вы думаете, какие механизмы регуляции численности характерны для r-стратегов, а какие — для К-стратегов?

6. Приведите примеры организмов, которые в чистом виде не используют ни r-, ни К-стратегию, т. е. занимают промежуточное положение. С какими особенностями их образа жизни это связано?

Глава XVII. СООБЩЕСТВА И ЭКОСИСТЕМЫ

§ 92. Сообщества — сложные многовидовые системы

Сообщество — живой компонент экосистемы — Связи сообщества и среды обитания. Основные компоненты экосистем и их взаимодействие — Типы взаимодействий между популяциями разных видов. Сложность межвидовых взаимодействий в сообществах.

Сообщество — живой компонент экосистемы. Прогуливаясь по лесу или купаясь в пруду, мы имеем дело с одним из природных объектов, изучаемых экологией,— с биологическим сообществом. *Сообщество — это совокупность сосуществующих популяций разных видов. Вместе с неживыми компонентами среды сообщество составляет экосистему.*

В природе существуют сообщества разного масштаба. Популяции разных видов сосуществуют в желудке коровы и в гниющем пне; на болоте и в лесу; на пространстве тайги или тундры. Микроорганизмы, обитающие в желудке коровы, население кроны дерева, организмы, населяющие лес,— все это сообщества разного уровня, более или менее резко отграниченные друг от друга. Наиболее крупные сообщества, характеризующиеся определенным типом растительности и климатом, называются *биомами* (если речь идет об одном континенте) или *типы биомов*. Тайга, тундра, тропический дождевой лес — примеры типов биомов. Сообщества, расположенные на участках с относительно однородной растительностью, называются *биоценозы* (например, биоценоз луга, биоценоз болота).

Крупные сообщества — устойчивые системы, некоторые из них существуют без заметных изменений сотни и тысячи лет. В то же время устойчивость сообществ относительна: часто по мере изменений условий среды происходит постепенная смена одного сообщества другим — сукцессия (см. § 97). Смены сообществ происходят и в процессе эволюции по

мере вымирания одних видов и возникновениях других.

Сообщества характеризуются такими свойствами, как *пространственная структура* (особенности размещения организмов) и *видовая структура* (состав видов и их количественные соотношения). Но сообщество — не просто сумма составляющих его видов. Само существование сообществ и их свойства определяются сложными взаимодействиями между разными видами. Межвидовые взаимодействия регулируют численность разных видов, входящих в состав сообщества. Благодаря этим взаимодействиям сообщество использует энергию и осуществляет круговорот веществ.

Связи сообщества и среды обитания. Основные компоненты экосистем и их взаимодействие. Сообщество и неживые компоненты экосистемы оказывают взаимное влияние друг на друга и составляют единое целое. Сообщество невозможно отделить от условий среды — почвы, воды, состава газов, климатических условий и т. п.

Между живыми и неживыми компонентами экосистем постоянно происходит обмен веществом и энергией. Большинство сообществ получают энергию в виде солнечного света. За счет этой энергии растения образуют из неорганических веществ органические; по их роли в сообществе такие организмы называются *продуценты* («образователи»). Растения идут в пищу животным, которых называют *консументы* (потребители). Мертвое органическое вещество (детрит), образующееся при гибели животных и растений, перерабатывается в основном бактериями и грибами и разлагается до простых неорганических веществ (вода, углекислый газ, аммиак и др.), которые вновь могут усваиваться растениями. Бактерии и грибы называют *редуценты* (разрушители). Соотношение между продуцентами, консументами и редуцентами, а также соотношения консументов с разным типом питания называется *экологической структурой* сообщества. Благодаря взаимодействиям между продуцентами, консументами и редуцентами возникает главное свойство экосистем — их *способность к самоподдержанию.*

Типы взаимодействий между популяциями разных видов. Сложность межвидовых взаимодействий в сообществах. Состав и структура сообществ, их устойчивость и смены зависят от сложных взаимодействий между разными видами. Популяции двух разных видов, населяющих одно и то же сообщество, практически всегда прямо или косвенно воздействуют друг на друга. Что же это за воздействия?

Многие организмы создают среду для организмов других видов или меняют условия их обитания. Такие связи между организмами называются *топическими.* Например, деревья в лесу служат местом кормежки и постройки гнезд для многих птиц; на их листьях живут тли и гусеницы, под корой — личинки жуков; на поверхности корней обитает особое сообщество грибов и бактерий. Задерживая часть солнечных лучей, влияя на температуру и влажность, деревья меняют условия обитания травянистых растений. Все это — топические связи между деревьями и другими организмами.

Другой тип связей — *трофические,* или *пищевые.* Они возникают, когда одни организмы служат источником пищи для других. Трофические связи существуют между деревом и многоножками-кивсяками, поедающими его опавшую листву; между

лисой и полевками; между лошадьми и жуками-навозниками.

По составу пищи всех гетеротрофов можно разделить на *детритофагов* (они питаются мертвым органическим веществом) и потребителей живой добычи. Связи между последними и их пищевыми объектами обозначаются как *отношения «жертва — эксплуататор»*. Сюда входят отношения между хищниками и их жертвами, между паразитами и хозяевами, между травоядными животными и растениями и т. п.

Особые отношения возникают между видами, которые используют одни и те же ресурсы (пищу, территорию, свет и т. п.). Эти отношения — *межвидовая конкуренция*. Виды-конкуренты, создавая нехватку ресурсов, оказывают друг на друга угнетающее воздействие (вызывают снижение численности, замедление роста особей и др.). В некоторых случаях разные виды непосредственно «мешают» друг другу. Например, некоторые растения выделяют в почву вещества, угнетающие рост растений других видов. Муравьи на своей охотничьей территории убивают муравьев других видов. Такие взаимоотношения называются *интерференцией*.

Между многими видами в сообществе существуют тесные взаимовыгодные связи. Например, многие насекомые опыляют определенные виды цветковых растений, а сами питаются нектаром их цветков; муравьи поедают сахаристые экскременты тлей и при этом защищают тлей от хищников. Такие взаимовыгодные отношения называют *мутуализмом*. Мутуалистические отношения играют очень важную роль в функционировании экосистем (см. § 95).

Воздействия видов в сообществе друг на друга трудно однозначно



Рис. 254. Донное морское сообщество.

Между входящими в его состав организмами наблюдаются все типы связей: мутуализм коралловых полипов и водорослей, конкуренция за пищу и пространство, хищничество морских звезд и др.

разделить на «полезные» и «вредные». Например, хищники приносят вред жертвам, убивая и поедая их. Но для популяции жертв воздействие хищников может быть полезным. Многие хищники (волки, хищные птицы) часто потребляют ослабленных, больных жертв. Они препятствуют резкому росту численности жертв и распространению эпидемий.

Часто между одной и той же парой видов существуют несколько типов связей. Например, в озерах, где обитают лещ и лосось, молодь этих рыб конкурирует за пищу, а взрослые лососи охотятся на молодь леща. Бабочки могут опылять растение, которым питаются их гусеницы. Между группами видов в сообществах бывают сложные «сети» взаимосвязей, включающие конкуренцию, мутуализм, паразитизм и др. (рис. 254).

В ходе эволюции многие свойства видов возникли именно как взаимные приспособления к сосуществованию.

Знакомство с сообществами мы начнем с рассмотрения основных типов взаимодействий между видами — конкуренции, отношения «жертва — эксплуататор» и мутуализма.

? 1. Можно ли считать цветочный горшок с растением экосистемой?

2. Приведите примеры водных и наземных сообществ разного масштаба. Дайте свою классификацию топических связей и классификацию трофических связей.

3. Приведите примеры конкуренции и мутуализма.

4. Может ли конкуренция между двумя видами оказывать влияние на третий вид, не конкурирующий ни с одним из первых двух?

5. Приведите примеры, когда между двумя видами есть несколько разных типов связей.

§ 93. Конкуренция

Что такое конкуренция. Воздействие конкурирующих видов друг на друга — Экспериментальные исследования конкуренции. «Принцип конкурентного исключения» — Ограниченная применимость «принципа конкурентного исключения» — Сосуществование конкурирующих видов и способы разделения ниш

Что такое конкуренция. Воздействие конкурирующих видов друг на друга. Согласно определению, данному в предыдущем параграфе, межвидовая конкуренция может возникать тогда, когда несколько видов используют одни и те же ресурсы. Конкуренция возникает между видами, которые имеют сходные экологические потребности, например, питаются одинаковой пищей. Часто конкурируют между собой близкие виды. За ресурсы конкурируют и особи одного вида; это — внутривидовая конкуренция.

Конкуренция есть лишь тогда, когда общий ресурс ограничен. Когда ресурс имеется в избытке, даже между видами с очень близкими потребностями конкуренции нет. Например, наземные организмы не конкурируют за кислород: он всегда имеется в атмосфере в достаточных количествах.

Воздействие конкурентов друг на друга состоит в том, что у них снижается плодовитость, выживаемость или скорость роста. В результате численность и биомасса каждого вида оказывается меньше, чем в тех же условиях, но в отсутствие конкурентов.

Экспериментальные исследования конкуренции. «Принцип конкурентного исключения»

На важную роль конкуренции указывал еще Ч. Дарвин. Но ее подробное изучение началось лишь в нашем веке. Одним из первых начал исследовать конкуренцию в лабораторных условиях отечественный ученый Г. Ф. Гаузе в начале 30-х годов. Он культивировал разные виды инфузорий-туфелек (Paramecium) и наблюдал за изменениями их численности в одновидовых и двухвидовых культурах. Пищей для инфузорий в этих опытах служили бактерии или дрожжи, порции которых регулярно добавляли в культуру. Гаузе использовал в опытах три вида — P. caudatum, P. aurelia и P. bursaria. Когда каждый из видов культивировали по отдельности, их численность росла

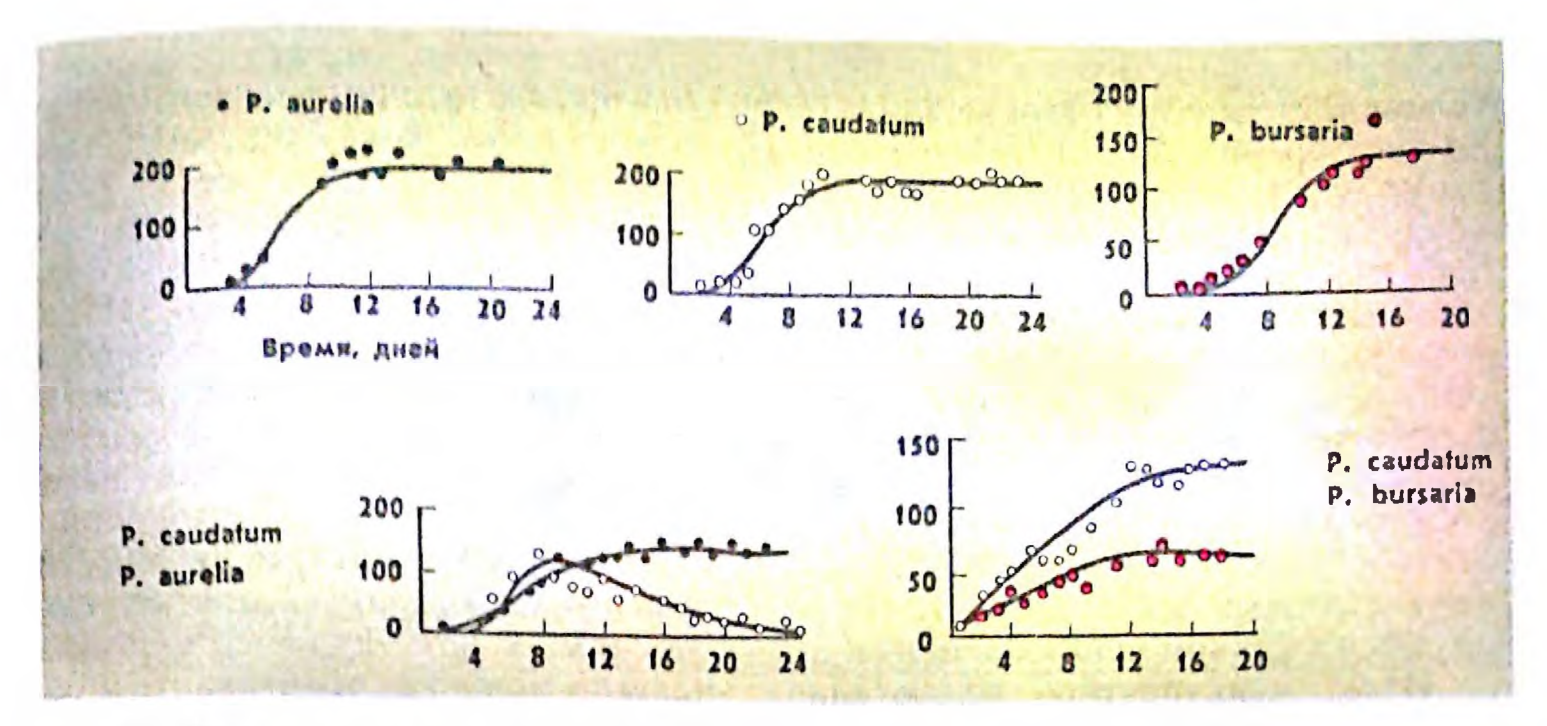


Рис. 255. Результаты опытов Гаузе по конкуренции разных видов Paramecium.

Верхний ряд: в монокультуре виды Paramecium за 10—12 дней достигают емкости среды, после чего численность стабилизируется. *Внизу слева*: при совместном выращивании P. aurelia вытесняет P. caudatum. *Внизу справа*: при совместном выращивании P. aurelia и P. bursaria сосуществуют, но при более низких уровнях плотности, чем в одновидовых культурах

в соответствии с логистической кривой и, достигнув емкости среды, стабилизировалась (рис. 255, *вверху*). Если в одной пробирке выращивали вместе P. aurelia и P. caudatum, то численность P. caudatum после некоторого периода роста начинала снижаться, и через некоторое время этот вид полностью исчезал; P. aurelia побеждала в конкуренции (рис. 255, *внизу*). Когда вместе выращивали P. aurelia и P. bursaria, оба вида жили в одной пробирке в течение длительного времени. Оба они достигали стабильной численности, но гораздо более низкой, чем при культивировании по отдельности. Эти два вида конкурировали, но ни один из них не вытеснял другого.

Существенное различие между этими двумя парами видов состояло в том, что P. caudatum и P. aurelia при совместном культивировании распределялись в сосуде равномерно и потребляли одну и ту же пищу, а при культивировании P. aurelia и P. bursaria особи первого вида держались в толще воды и потребляли бактерий, особи второго вида держались у дна и питались в основном дрожжами.

Работы Г. Ф. Гаузе были опубликованы на английском языке. Они быстро стали широко известны и вызвали большой интерес. Многие исследователи начали на разных объектах ставить аналогичные опыты.

Практически всегда, когда два вида содержали вместе в однородной среде при постоянных условиях, достаточно быстро (в опытах с одноклеточными — за недели, с низшими ракообразными и насекомыми — за несколько месяцев) происходило полное вытеснение одного из конкурентов другим.

На основе результатов подобных опытов сформулирован *принцип конкурентного исключения*, или *принцип Гаузе*. Одна из его формулировок звучит так: «Если два конкурирую-

щих вида сосуществуют в стабильных условиях, то это происходит благодаря дифференциации ниш, т. е. разделения реализованных ниш этих видов; если, однако, такой дифференциации не происходит..., ей препятствуют условия среды, то один из конкурирующих видов будет истреблен или вытеснен другим; такое вытеснение наблюдается тогда, когда реализованная ниша более сильного конкурента полностью перекрывает те части фундаментальной ниши более слабого конкурента, которые имеются в данном местообитании».

Итак, конкурентное исключение происходит тогда, когда ниши сосуществующих в стабильных условиях конкурентов полностью перекрываются.

Ограниченная применимость «принципа конкурентного исключения». Сосуществование конкурирующих видов и способы разделения ниш. Принцип Гаузе вступает в действие, лишь когда виды конкурируют. Часто нелегко показать, имеет ли место конкуренция в природных условиях. Кроме того, чтобы принцип Гаузе выполнялся, необходима стабильность условий. В природе полной стабильности никогда не бывает, а колебания условий среды могут оказывать очень существенное влияние на конкуренцию. В природе за любой ресурс могут конкурировать более двух видов; это тоже может влиять на исход конкуренции. Наконец, конкурентное исключение есть лишь тогда, когда нет разделения ниш (вспомните опыты Г. Ф. Гаузе, в которых питающиеся в разных частях сосуда инфузории сосуществовали). Значит, если в природе два вида конкурируют и сосуществуют, можно предполагать, что это происходит благодаря разделению ниш.

Конкуренция может возникать лишь при достаточно высокой плотности популяций, когда ресурсов начинает «не хватать на всех». Если плотность популяций потенциальных конкурентов поддерживается на низком уровне вследствие их истребления хищниками, действия других неблагоприятных абиотических факторов, то конкуренция может вообще не возникать или будет слабой и непостоянной.

В любом биоценозе время от времени возникают незанятые участки (см. § 85). В качестве таких участков можно рассматривать и образовавшуюся после дождя лужу, навозную кучу, труп животного. Если более слабый конкурент быстрее расселяется, он может успевать первым занять такие участки и размножиться на них. Так, моллюски-мидии, поселяясь на камнях в литоральной зоне, вытесняют некоторых бурых водорослей, но те и другие сосуществуют в районах, где из-за штормов регулярно образуются оголенные участки: водоросли успевают занять эти участки до того, как их снова займут мидии.

Некоторые участки (маленькая лужица, труп мелкого грызуна) существуют столь недолго, что многие виды — потенциально более сильные конкуренты — просто не успевают пройти в них цикл развития. Благодаря этому здесь могут существовать менее конкурентоспособные, но более «быстрые» виды.

Не только условия среды, но и потребляемые ресурсы часто неоднородны. Особенно важна неоднородность пищевых ресурсов. Например, насекомые, которыми питаются птицы, различаются по размерам, по степени защищенности (некоторые несъедобны для одних видов птиц и вполне съедобны для других),

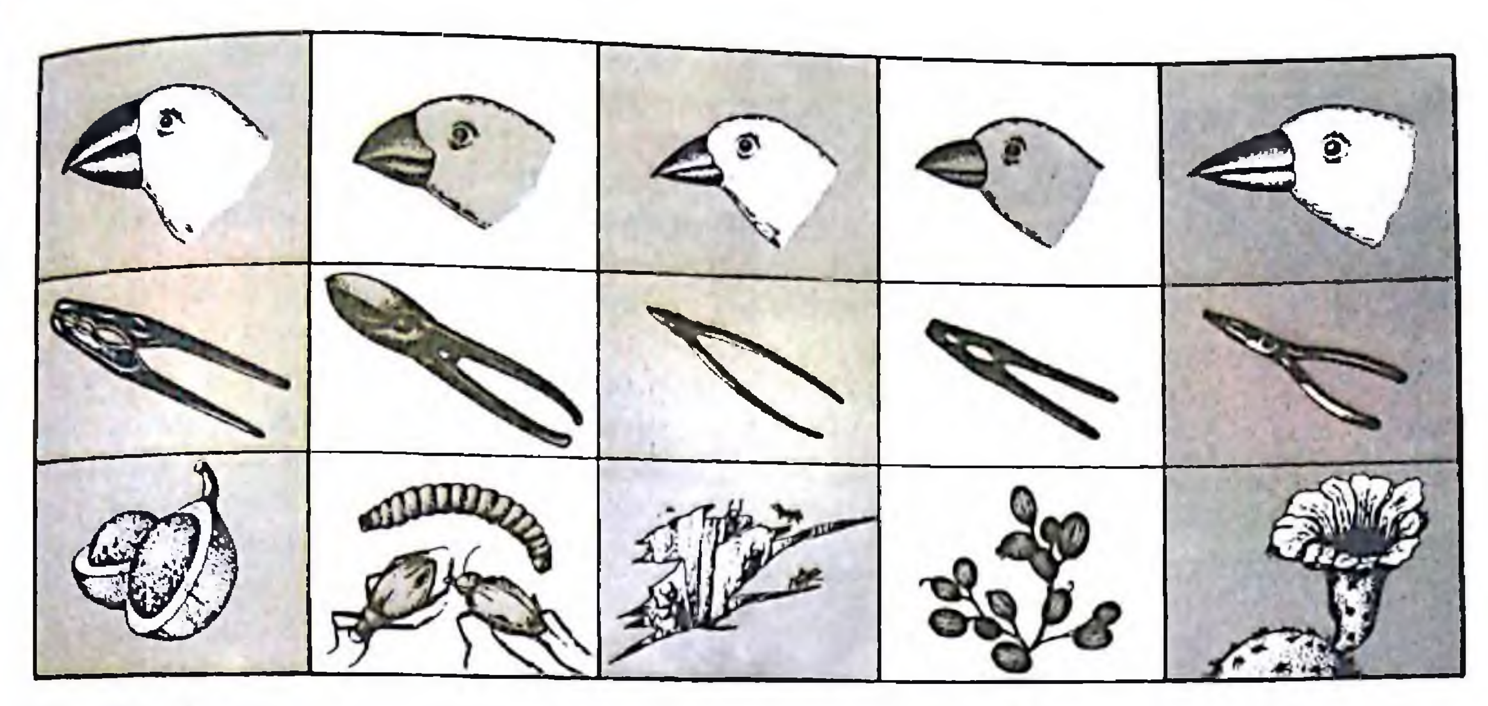


Рис. 256. Связь между строением клюва и типом пищи у дарвиновых вьюрков

местообитанию и т. д. Нет ни одного вида, который мог бы в равной степени успешно добывать все виды пищи: без такого клюва, как у дятла, не удастся добыть насекомых из стволов, а с таким клювом и размерами не пособираешь мелких насекомых с тонких веточек. Ресурсы, потребляемые разными видами, перекрываются лишь частично.

Эффективность потребления разных ресурсов одним видом неодинакова. Есть «любимая» пища, добывать которую обычно наиболее «выгодно». Добывание пищи определенного типа часто требует специальных адаптаций (рис. 256), поэтому вид-«специалист» всегда будет потреблять определенный тип ресурсов эффективнее, чем «мастер на все руки». Хотя перекрывание ресурсов есть, и конкуренция за них происходит, из-за специализации перекрывание не столь значительно, чтобы вызвать конкурентное исключение.

Можно выделить три основных способа разделения экологических ниш сосуществующих видов: в пространстве, во времени и по ресурсам. Часто два или сразу все три способа сочетаются. Рассмотрим это на конкретных примерах.

Хорошо изучено разделение трофических ниш у муравьев пустыни. В конкретном местообитании могут сосуществовать около 20 видов. Один вид обитает в термитниках, два кормятся в основном в кронах саксаула, остальные добывают пищу на поверхности почвы. По составу пищи муравьи делятся на три основные группы: одни питаются в основном семенами (*карпофаги*), другие — живыми насекомыми (*зоофаги*) и их трупами (*некрофаги*). Между этими группами конкуренция за пищу отсутствует. Среди зоофагов один вид питается почти исключительно тлями. Пища остальных более разнообразна, и они различаются прежде всего по времени охоты: одни добывают пищу ночью, другие — днем. Ночные муравьи — настоящие зоофаги. Днем активны насекомые, менее доступные для муравьев как добыча, поэтому дневные муравьи питаются в основном трупами и лишь частично живой добычей (*зоонекрофаги*). Среди них существенны различия в размерах. Ясно, что и добыча, которую они

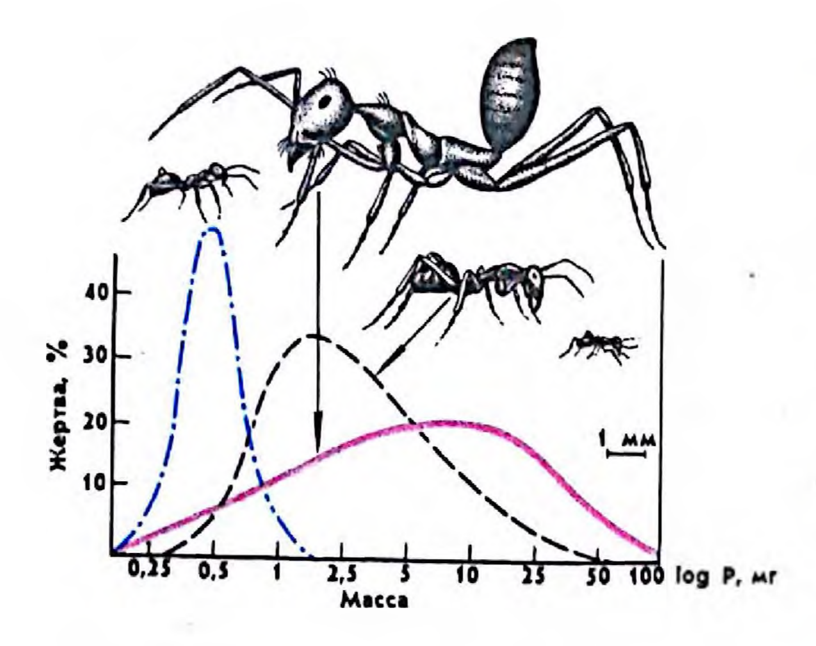


Рис. 257. Размеры четырех видов муравьев из группы дневных хищников, населяющих песчаную пустыню.

На графике показано распределение по массе добычи трех из этих видов

потребляют, сильно различается по размерам (рис. 257). Этот пример показывает, что даже в относительно простых пустынных сообществах благодаря разделению трофических ниш по разным параметрам могут существовать многовидовые ассоциации близких видов.

Другой пример — разделение пищевых ресурсов у пяти видов американских славок — мелких насекомоядных птиц, обитающих в еловых лесах (рис. 258). Все они добывают насекомых в кронах деревьев. Но оказалось, что каждый вид использует главным образом одну определенную часть кроны: или тонкие ветки у верхушки, или нижнюю часть ствола, или крупные ветки в середине кроны и т. д. Здесь разделению ниш способствует сложная вертикальная структура среды.

?

1. За пять лет на небольшом острове вид А полностью вытеснил в результате конкуренции вид Б. Следует ли из этого, что численность вида Б все это время снижалась? Ответ обоснуйте.

2. Не заглядывая в текст параграфа, сформулируйте своими словами «принцип конкурентного исключения».

3. Известно, что многие пары видов не могут длительно сосуществовать в одном и том же биотопе: один из них вытесняется другим. Подумайте, за счет чего это может происходить для следующих пар видов: 1) два близких вида речных раков; 2) два вида шмелей; 3) два вида деревьев; 4) два вида планктонных водорослей.

4. В одних озерах более крупные виды рачков-фильтратов побеждают в конкуренции

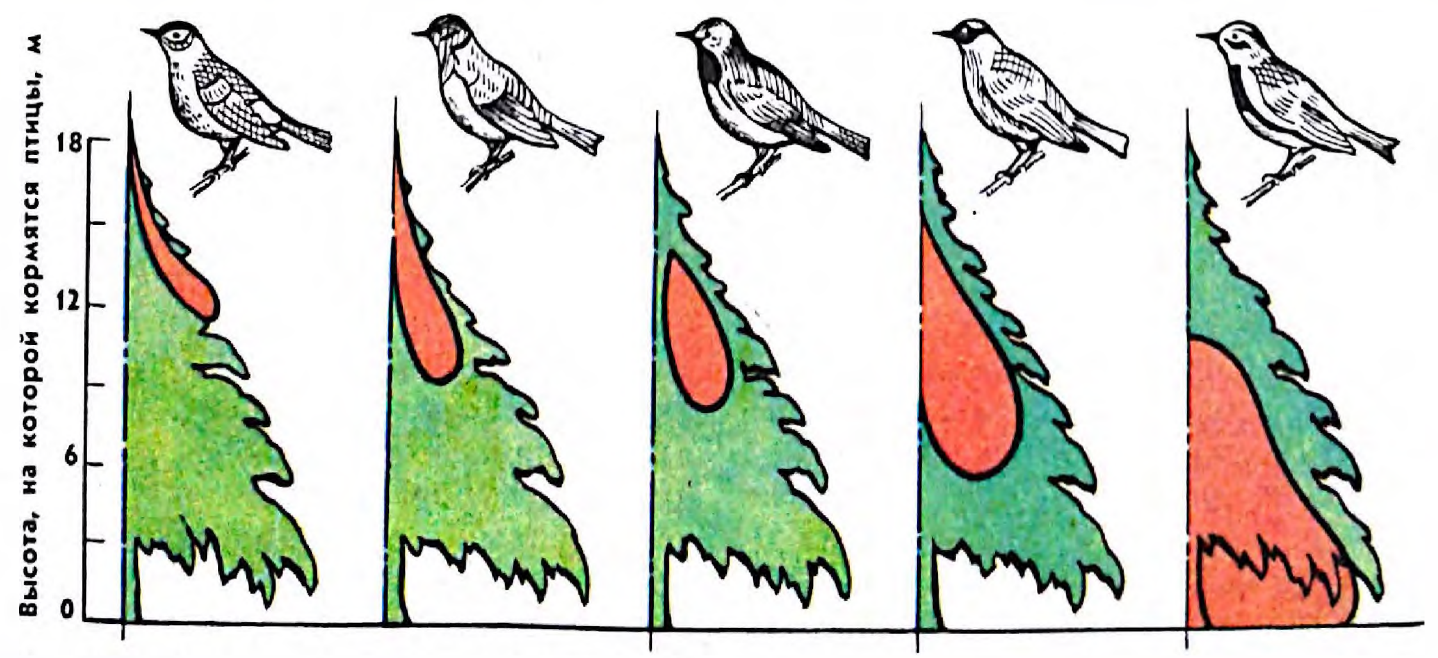


Рис. 258. Места кормежки пяти видов американских славок в еловых лесах

с более мелкими видами, в других — наоборот, вытесняются более мелкими видами. В чем возможные причины этого явления?

5. Вам надо выяснить, существует ли в природе конкуренция между двумя видами. Предложите план исследования, позволяющего ответить на этот вопрос для конкретной группы организмов.

6. Во многих озерах средней полосы ранней весной резко возрастает численность диатомовых водорослей, затем наступает пик развития зеленых водорослей, а летом часто наблюдается цветение сине-зеленых «водорослей». Как вы думаете, почему эти группы сменяют друг друга именно в такой последовательности? Предложите несколько объяснений.

7. В мелких лужах сосуществуют не более 2 видов дафний, в прудах — до 3—4 видов, а в озерах — 5—7 видов. Чем это можно объяснить?

8. В ваших лабораторных аквариумах один из видов инфузорий в результате конкуренции вытесняет второй вид, а вам надо добиться сосуществования этих двух видов в одном аквариуме. Какими способами вы бы попытались этого достичь?

§ 94. Взаимодействие типа «жертва — эксплуататор»

Влияние эксплуататоров на жертвы и влияние потребления пищи на эксплуататоров — Воздействие хищников на популяции жертв. Периодические колебания численности в системе «хищник — жертва» — Практическое значение изучения динамики численности — Влияние пищевых связей на состав и структуру сообществ

Организмы, питающиеся живой органикой, могут быть названы эксплуататорами, а организмы, используемые в пищу,— жертвами. При отношениях «жертва — эксплуататор» одна из особей получает выгоду (питательные вещества и энергию), а другой особи наносится вред.

Влияние эксплуататоров на жертвы и влияние потребления пищи на эксплуататоров. Истинные хищники обычно убивают жертву при нападении. Когда жертве удается вырваться «из лап» хищника, полученные ранения часто ведут к снижению ее жизнеспособности, замедлению роста или понижению плодовитости. Присутствие хищников может влиять на жертв и косвенно, например, заставляя их часть времени проводить в укрытиях.

Отрицательное воздействие животных на растения иногда очень велико даже при потреблении лишь небольшой части биомассы. Например, кольцевое сдирание коры с дерева зайцами или копытными приводит к нарушению транспорта веществ по лубу и к гибели растения. Многие растительноядные животные переносят возбудителей болезней растений (например, переносчики многих вирусов растений — корневые нематоды).

Эксплуататоры часто влияют на плодовитость растений. Во-первых, более мелкие растения, чей рост замедлился из-за «объедания», дают меньше семян. Во-вторых, многие животные питаются семенами и могут при этом снижать плодовитость очень сильно. Однако иногда поедание семян оказывается выгодным для растения: многие животные, питающиеся плодами, не переваривают семена, а разбрасывают их с экскрементами, способствуя расселению

растений, причем часто всхожесть прошедших через кишечный тракт семян возрастает.

Количество и состав пищи оказывают разнообразное влияние на эксплуататоров. Прежде всего, каждый организм нуждается в некотором минимуме пищи для восполнения энергетических затрат. По мере снижения плотности популяции жертв увеличиваются затраты на добывание пищи. Рассмотрим это на примере животного, которое питается бактериями, отфильтровывая их из воды. По мере снижения концентрации бактерий возрастает объем воды, который нужно профильтровать для получения определенного количества пищи. При некоторой пороговой концентрации затраты на фильтрацию перестанут «окупаться» энергией, содержащейся в пище. Ясно, что при более низкой концентрации бактерий в воде животное рано или поздно погибнет от голода.

Если с пищей поступает больше энергии, чем затрачивается на обмен, то эта энергия может быть направлена на рост или размножение, а также на процессы, связанные с выращиванием потомства, защитой территории и т. д. Распределение энергии по «статьям бюджета» резко различается у разных организмов и даже у одного и того же организма в разные периоды жизни. Например, организмы, подверженные r-отбору, затрачивают на размножение большую долю энергии, чем К-стратеги. У r-стратегов нередко почти вся энергия, получаемая сверх необходимых затрат, идет на образование потомства.

Важное значение для эксплуататоров имеет качество пищи. Особенно велика его роль для растительноядных животных: при видимом изобилии пищи их плодовитость и выживаемость часто резко снижаются при ухудшении ее качества. Если энергетическая и питательная ценность растений слишком низки, то затраты на их поедание и переваривание могут не окупиться. Например, в саваннах во время сухого сезона копытные поедают имеющиеся в изобилии сухие растения, но при этом получают слишком мало белков и часто гибнут из-за нарушения белкового баланса.

Воздействие хищников на популяции жертв. Периодические колебания численности в системе «хищник — жертва». Эксплуататоры могут оказывать разнообразные воздействия на популяции жертв. Их влияние не всегда отрицательно. Например, в популяциях растений даже при гибели части особей оставшиеся могут успешнее расти и развиваться, и в целом популяция может давать такую же биомассу и такое же или даже большее количество семян. Многие хищные позвоночные не подрывают численность жертв и приводят к ее стабилизации: они изымают часть молодняка и животных, лишенных кормового участка, что не дает популяции жертв подорвать свои кормовые ресурсы. Нередко полное уничтожение хищников приводило сперва к резкому увеличению численности жертв, а затем к ее катастрофическому падению из-за эпизоотии или подрыва кормовой базы.

Многие хищники не способны предотвращать вспышки численности жертв. Это связано с тем, что у хищников часто скорость роста популяции гораздо ниже, чем у жертв. Во время вспышки численности жертв плодовитость хищников растет, но они не успевают размножиться настолько, чтобы потреблять значительную долю популяции жертв.

В других случаях хищники могут эффективно сдерживать рост популяции жертв и поддерживать ее численность на уровне намного более низком, чем емкость среды. Например, хищный клещ тифлодромус, питающийся земляничным клещиком — вредителем плантаций клубники,— в течение всего года поддерживает численность земляничного клещика на низком и довольно постоянном уровне. По темпам размножения тифлодромус не уступает своей жертве. Он способен быстро перемещаться с растения на растение, и земляничные клещики не успевают сильно размножиться до вселения хищника. Когда плантации обрабатывали тиофосом, который приводил к гибели тифлодромусов и слабо влиял на земляничных клещиков, последние давали резкие вспышки численности.

Нередко и в лаборатории, и в природных условиях наблюдаются циклические колебания численности хищника и его жертвы, причем эти циклы тесно связаны во времени: за подъемом численности жертв с некоторым запаздыванием следует подъем численности хищника, после которого численность жертв начинает падать. Классический пример таких циклов — колебания численности зайцев и рысей в Канаде. Было обнаружено, что численность зайца-беляка достаточно регулярно изменяется с периодом в 8—11 лет. Примерно с таким же периодом меняется численность рысей, причем максимум численности наступает на год-два позднее, чем у зайцев (рис. 259).

Более короткие, 3—4-годичные циклы, характерны для обитающих в северных широтах леммингов, мышей и полевок. Соответственно меняется и численность питающихся ими песцов, лис и полярных сов.

Одно из объяснений периодических колебаний численности состоит в том, что они обусловлены взаимодействиями хищника и жертвы. При низкой численности хищника численность популяции жертв растет, так как они мало истребляются хищни-

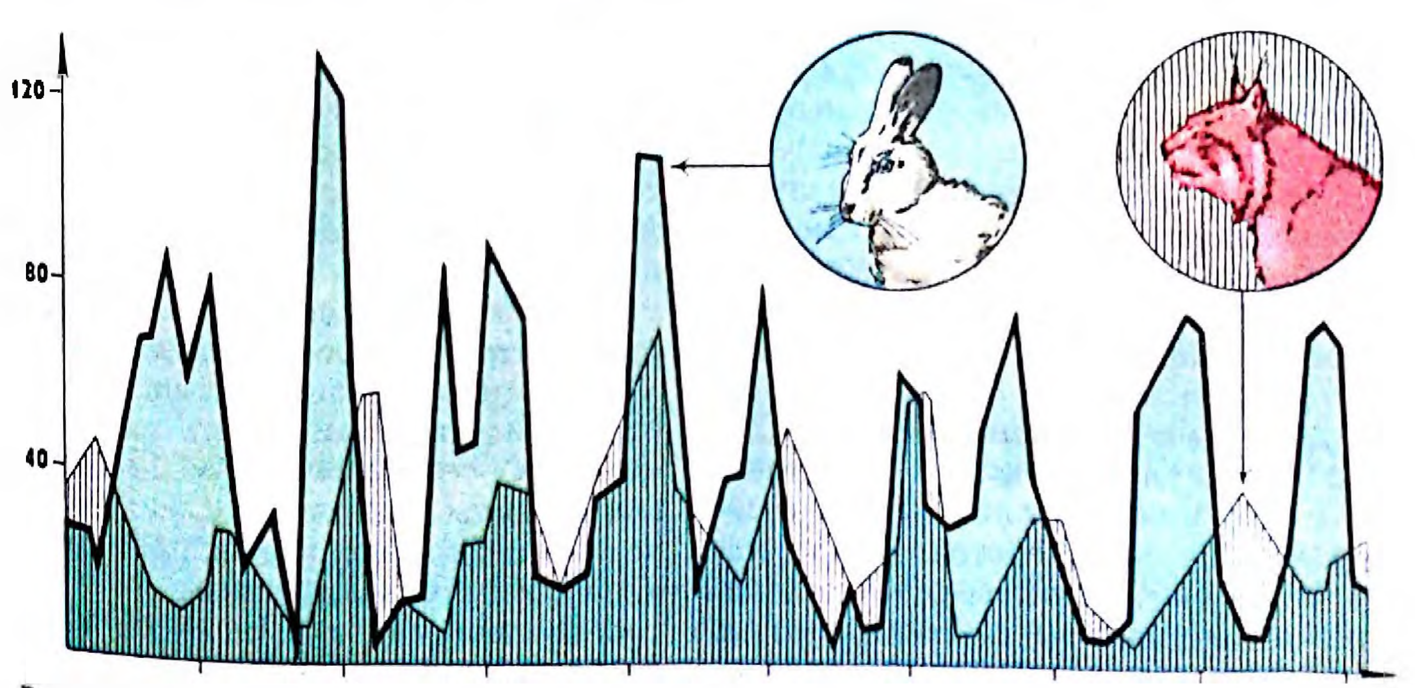


Рис. 259. Колебания численности зайцев и рысей по данным о заготовке шкурок компанией Гудзонова залива

ком. С некоторым запаздыванием начинает увеличиваться и численность хищников, так как их плодовитость возрастает из-за лучшей обеспеченности пищей. В некоторый момент численность хищников на данной территории становится так велика, что численность жертв начинает падать. Пока она остается еще достаточно высокой, численность хищников продолжает расти: именно из-за этого пик численности у хищников наступает позднее, чем у жертвы. Когда численность жертв еще больше снижается, начинается снижение численности и у хищников. Постепенно система возвращается к исходному состоянию, и цикл начинается вновь.

Эти рассуждения основаны на предположении, что численность жертв лимитируется именно численностью хищников, и наоборот. Для описания таких взаимодействий А. Лотка и В. Вольтерра предложили математическую модель, предсказывающую, что в системе двух видов — хищника и жертвы — возможны периодические колебания численности, обусловленные их воздействием друг на друга. Эта модель сыграла большую роль в развитии экологических исследований.

Оказалось, однако, что взаимодействия «хищник — жертва» не объясняют периодических колебаний в системе «заяц — рысь». Дело в том, что колебания численности зайцев наблюдались и в тех местах, где полностью отсутствовали рыси. Сейчас большинство экологов считают, что колебания численности зайцев связаны с взаимодействиями в системе «зайц — его пища»; а вот колебания численности рысей действительно определяются колебаниями численности зайцев.

Колебания численности в системе «хищник — жертва» могут зависеть от разных факторов: способности хищников и жертв к миграциям, неоднородности среды, наличия других источников пищи и т. д. Например, если хищник имеет несколько источников пищи, достаточно велика вероятность, что он может полностью уничтожить популяцию одного из видов жертв.

Практическое значение изучения динамики численности. Изучение динамики численности, в том числе в системах «хищник — жертва», играет большую роль в оптимальной эксплуатации природных ресурсов, предсказании вспышек численности вредителей, разработке борьбы с ними. На основе этих исследований решаются вопросы о том, сколько раз в год и в каком количестве можно отстреливать дичь или вести улов рыбы, чтобы получить наибольшую годовую добычу и при этом не нанести вред популяции; целесообразно ли применять для борьбы с данным видом «вредных» насекомых ядохимикаты, и если целесообразно, то в какой сезон и в каком количестве.

Разработка практических рекомендаций требует создания сложных моделей, учитывающих много факторов. Для их разработки требуется совместная работа экологов и математиков, использование компьютерной техники.

Влияние пищевых связей на состав и структуру сообществ. Состав и структура сообществ во многом определяется взаимоотношениями «жертва — эксплуататор». Прежде всего, роль хищников и паразитов заключается в том, что они регулируют численность входящих в состав сообщества видов. Пищевые связи в большинстве сообществ весьма сложны (см. § 99): большинство видов жертв потребляется нескольки-

ми эксплуататорами, а большинство эксплуататоров используют несколько видов жертв; многие хищники сами служат пищей хищникам высшего порядка, имеют своих паразитов. В таких системах с многочисленными обратными связями вспышки численности каких-либо видов — явление редкое.

Иногда наблюдается полное истребление хищниками отдельных видов. Так, вселение в некоторые озера рыб, питающихся планктоном, приводило к полному исчезновению планктонных рачков — дафний; их место занимали более мелкие ракообразные и коловратки. Вселение крыс на некоторые океанические острова приводило к исчезновению местных видов птиц и рептилий из-за истребления крысами их яиц и молодых особей. Но почти все подобные примеры связаны с внедрением в сообщество новых видов, обычно при участии человека. Гораздо чаще пищевые связи оказывают косвенное воздействие на структуру сообществ, влияя на исход конкуренции.

Хорошо изученный пример такого рода — взаимодействие травоядных позвоночных и травянистой растительности лугов и степей. Выпас травоядных может приводить к снижению видового разнообразия, когда доминирующие, выигрывающие в конкуренции растения малосъедобны: в пищу употребляются малочисленные и менее конкурентоспособные виды, что приводит к их исчезновению из сообщества. При перевыпасе скота сохраняются лишь наиболее устойчивые к вытаптыванию виды трав. Но во многих других случаях травоядные животные поддерживают видовое разнообразие растений в сообществах. Это происходит, когда наиболее конкурентоспособные виды (например, быстрорастущие злаки) подвергаются более сильному прессу травоядных. Освобождаются пространство и ресурсы для других видов, и в результате разнообразие сообщества возрастает.

В степи выпас копытных необходим для нормального существования растительности. Копытные способствуют возобновлению растений, втаптывая в почву семена и препятствуя формированию плотной подстилки из листьев злаков, мешающей семенам прорастать. При полном прекращении выпаса в ковыльно-разнотравной степи ковыль может полностью вытеснить все остальные виды растений; формирующаяся из его отмерших листьев плотная подстилка замедляет и его собственный рост и возобновление.

Увеличению видового разнообразия могут способствовать и истинные хищники. Когда с участков морской литорали удалили хищных морских звезд, питающихся морскими желудями, мидиями и несколькими видами улиток и моллюсков-хитонов, то число видов растительноядных беспозвоночных вскоре уменьшилось с пятнадцати до восьми. Мидии захватили практически все свободное пространство и вытеснили все виды водорослей, кроме одного; моллюски-соскабливатели и питающиеся ими хищные улитки мигрировали на другие участки.

Виды, побеждающие в конкуренции, часто оказываются наиболее уязвимыми в качестве жертв. Умеренная по интенсивности эксплуатация обычно способствует поддержанию видового разнообразия.

1. Приведите примеры положительного и отрицательного влияния животных на растения, которыми они питаются.

2. Почему мелким гомойотермным животным требуется большее относительно к массе тела количество пищи, чем крупным?

3. Когда в лабораторную популяцию земляничного клещика запустили несколько особей питающегося им хищного клеща тифлодромуса, хищник вскоре размножился, съел всех жертв, и его популяция погибла от голода. В природе же эти два вида (земляничный клещик и клещ тифлодромус) длительно сосуществуют на одних и тех же участках. С чем может быть связано это различие между природой и лабораторией?

4. В каких случаях хищничество может приводить к снижению разнообразия сообществ, а в каких — к возрастанию разнообразия?

§ 95. Мутуализм и его роль в сообществах

Типы мутуалистических взаимоотношений — Роль мутуализма в образовании органического вещества — Мутуализм и переработка органики

Типы мутуалистических взаимоотношений. Со времен Ч. Дарвина внимание эволюционистов и экологов привлекали в основном отрицательные взаимодействия — хищничество, паразитизм, конкуренция — как элементы борьбы за существование. Роль мутуализма — взаимовыгодных межвидовых взаимодействий — в динамике численности популяций, продукции и круговороте органического вещества недооценивалась. На самом же деле мутуалистические взаимоотношения играют важнейшую роль в функционировании большинства экосистем.

Мутуализм делят на *облигатный* (обязательный для одного или для всех видов-партнеров) и *факультативный* (необязательный). Есть множество случаев «почти облигатного» мутуализма, когда вид, лишенный симбионтов, может существовать, но медленнее растет, или теряет способность к размножению, или способен жить лишь в узком диапазоне условий.

Другая классификация мутуализма основана на пространственных отношениях между партнерами. Виды-мутуалисты могут жить отдельно один от другого. Тогда их взаимодействия обычно связаны со сложным поведением одного или обоих партнеров. В других случаях один из организмов живет на поверхности другого. Наконец, при *эндосимбиозе* одни организмы живут внутри других; при этом различают случаи внутриклеточного эндосимбиоза и внеклеточного (пример внеклеточных эндосимбионтов — микробы, обитающие в пищеварительном тракте многих животных).

Роль мутуализма в образовании органического вещества. В наземных сообществах основную продукцию биомассы дают высшие растения. Исключения из этого правила — лишайниковые тундры и пионерные сообщества скал, где основные продуценты — лишайники. Наверное, все вы помните, что лишайник — мутуалистическое сожительство гриба и водоросли. Здесь продукция видов-мутуалистов, входящих в состав лишайника, лежит в основе всех пищевых цепей сообщества. Лишайники образуют почвенный покров, дают прибежище мелким беспозвоночным.

Входящий в состав лишайника гриб получает от водоросли продукты

фотосинтеза и, видимо, специфические ростовые вещества. Сине-зеленые «водоросли», входящие в состав некоторых лишайников, способны фиксировать атмосферный азот. Такие лишайники могут расти там, где азота мало, не испытывая его дефицита. Какую пользу от сожительства с грибом получают водоросли, не ясно; однако некоторые из них не встречаются в свободном состоянии и расселяются вместе с нитями грибницы.

Но мутуализм с грибами играет столь же важную роль и в жизни высших растений, доминирующих во всех наземных сообществах. В симбиозе с грибами живет подавляющее большинство видов высших растений (среди цветковых — более $^3/_4$ всех видов). Грибница грибов-мутуалистов окружает корни и врастает между клетками растения. Грибница всасывает из почвы фосфор, азот и другие элементы минерального питания и снабжает ими растение; растение же снабжает гриб органическими веществами (главным образом углеводами).

Важную роль играет и симбиоз растений с микробами, способными к азотфиксации (т. е. способными включать атмосферный азот в состав органических соединений, в частности аминокислот). Микроорганизмы снабжают растение соединениями азота, а от него получают углеводы, т. е. продукты фотосинтеза. Такой симбиоз позволяет растениям селиться на почвах, бедных азотом. Когда содержание азота в почве служит лимитирующим фактором, симбиоз с азотфиксаторами может обеспечивать преимущество в конкуренции.

В телах многих прозрачных водных животных обитают микроскопические водоросли. Мутуализм коралловых полипов и водорослей — зооксантелл обеспечивает продукцию биомассы на коралловых рифах.

Большая часть продукции биомассы на Земле производится симбиотическими комплексами растений с грибами и другими микроорганизмами.

Мутуализм и переработка органики. Не меньшую роль играет мутуализм и во взаимоотношениях животных с растениями, в переработке органического вещества в экосистемах. Всем известен мутуализм между животными-опылителями и цветковыми растениями. По числу видов энтомофильные (насекомоопыляемые) растения преобладают в мировой флоре. В тропиках довольно многие виды опыляются также птицами и летучими мышами; могут участвовать в опылении и нелетающие млекопитающие (рис. 260).

Очень широко распространен мутуализм животных с микроорганизмами, населяющими их кишечник. У всех животных кишечный тракт населен разнообразными микробами; часть из них, вероятно, комменсалы,

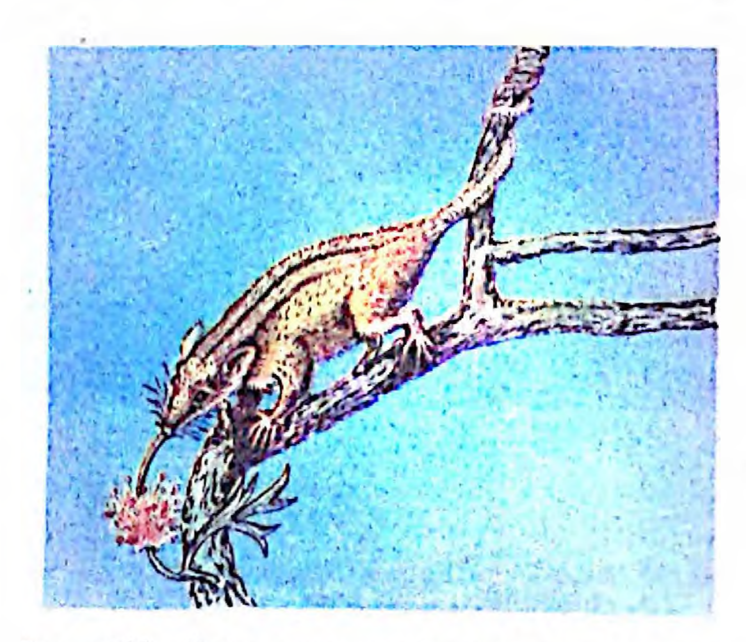


Рис. 260. Хоботноголовый кускус на ветви опыляемого растения.

Опыление цветковых растений животными — пример мутуалистических отношений

а часть — мутуалисты. Они могут играть важную роль в усвоении пищи хозяином, продуцировать или помогать усваивать витамины, подавлять рост болезнетворных микробов. Особенно важна роль микробов-мутуалистов в жизни растительноядных животных. Большинство животных лишены собственных ферментов, расщепляющих целлюлозу (клетчатку), в больших количествах содержащуюся в растениях. Переваривание клетчатки в их пищеварительном тракте полностью зависит от деятельности



Рис. 261. Биогеоценоз возле гидротермального излияния на дне Тихого океана: гигантские червеобразные животные — рифтии; двустворчатые моллюски батимодиолы; слепые крабы; раки-галатеиды; рыбы ранее не известного науке вида.

Это сообщество с высокой биомассой животных существует благодаря хемосинтезу свободноживущих и симбиотических бактерий

микроорганизмов. Например, в рубце — одном из отделов сложного желудка жвачных — обитает несколько килограммов бактерий и своеобразных инфузорий, участвующих в переваривании целлюлозы.

Широко распространенная среди водных животных группа эндосимбионтов — хемоавтотрофные бактерии. Они, как и растения, способны к синтезу органических веществ из неорганических; для этого они используют не энергию света, а также запасенную в виде АТФ энергию реакций окисления. Исходными веществами для этих реакций служат восстановленные неорганические соединения. Например, некоторые хемоавтотрофы окисляют сероводород до серы, другие — до серной кислоты и т. д. В некоторых водных биогеоценозах (например, в глубине ила и песка на дне моря, а также в местах разломов земной коры, где из дна выходят растворы газов) хемоавтотрофы — основные продуценты органического вещества.

Там, где хемоавтотрофных бактерий много, ими питаются разные животные, некоторые же питаются за счет хемоавтотрофов — симбионтов, живущих внутри их клеток. Таковы, например, открытые совсем недавно замечательные животные — рифтии (рис. 261). Рифтии обитают на дне океанов на глубине 2,5—3,5 км в зонах разломов коры. Эти крупные черви живут в трубках диаметром 2—3 см и длиной до 2 м. У рифтий нет рта и кишечника, а центральную часть их тела занимает специальная ткань, «нафаршированная» хемоавтотрофными бактериями нескольких видов. Большинство из них окисляют до серы сероводород, который рифтии поглощают из окружающей воды через пучок щупалец и доставляют с током крови к клеткам, где живут бактерии.

Эндосимбионты-хемосинтетики встречаются также у погонофор (морские животные, похожие на рифтий), моллюсков, кольчатых червей, нематод, протистов. По современным оценкам, 2—3% всей биомассы в море образуется посредством хемосинтеза.

Примеры показывают, как широко распространен эндосимбиоз и какую важную роль он играет в сообществах. В большинстве случаев мутуализм возникал в отдельных группах организмов. Среди близких родственников часто одни имеют симбионтов, а другие их лишены. Но есть эндосимбионты, которые поселились внутри клеток очень давно и распространены очень широко. Это — хлоропласты и митохондрии. В свете теории симбиогенеза (см. с. 329), клетки практически всех эукариот — мутуалистические сообщества, состоящие из двух или трех (цитоплазматический, митохондриальный и хлоропластный компоненты) организмов. Таким образом, мутуализм сыграл огромную роль в самом возникновении и в эволюции большинства современных форм жизни.

? 1. В каких условиях (местообитаниях) для растений наиболее важен симбиоз с бактериями-азотфиксаторами? Приведите примеры. Как используется мутуализм растений с азотфиксаторами в практике сельского хозяйства?

2. Найдите в литературе данные о том, какие еще бактерии, кроме описанных в этом параграфе, относятся к хемоавтотрофам. Какие реакции они используют для получения энергии? Как вы думаете, какие из них могут быть эндосимбионтами морских животных?

3. Как вы думаете, на основе каких типов взаимоотношений мог возникать мутуализм в процессе эволюции? Используя материалы параграфа, попробуйте для выдвинутых вами гипотез привести конкретные примеры (опишите, какими были исходные отношения партнеров и как происходил переход к мутуализму).

4. Как новорожденные особи рифтий могут получать эндосимбионтов? Предложите несколько гипотез и способы их проверки.

5. Дайте классификацию мутуалистических взаимоотношений, основанную на том, какую выгоду получает от сожительства каждый из партнеров.

6. У вас начал болеть живот. Вы решили, что к вам в кишечник попали болезнетворные бактерии, и начали пить антибиотик левомицетин. Как вы думаете, может ли вам повредить такое лечение? Если да, то почему?

7. Как вы думаете, почему у водных животных часто встречаются эндосимбионты — фотосинтетики, а у наземных — никогда?

§ 96. Состав и структура сообществ

Видовое богатство и видовое разнообразие. Факторы, влияющие на видовое разнообразие — Экологическая структура сообществ — Проблема границ сообществ. Различные взгляды на целостность сообществ

Взаимодействия между отдельными видами — это область соприкосновения популяционной экологии и экологии сообществ. Динамику численности в системе «хищник — жертва», например, изучают популяционные экологи, а изучение передачи вещества и энергии от жертв к хищникам — один из разделов экосистемной экологии. Взаимодействия отдельных видов лежат в основе жизни любого сообщества.

Видовое богатство и видовое разнообразие. Факторы, влияющие на видовое разнообразие. Самый

простой показатель разнообразия сообщества — число видов, входящих в его состав. При изучении крупных сообществ все виды найти и определить практически невозможно. Приходится ограничиваться взятием проб с какой-то площади. Число видов, обнаруживаемых в пробе, взятой с определенной площади, называется *видовым богатством.* Число видов, попавших в пробу, будет расти до некоторого предела при увеличении ее объема (площади взятия). При сравнении видового богатства разных сообществ надо использовать пробы одинакового объема.

Видовое богатство характеризует качественный состав сообщества, но ничего не говорит о количественных соотношениях видов. В большинстве сообществ немногие *виды-доминанты* преобладают по численности и по биомассе. Кроме них, в состав сообщества входит множество более малочисленных видов.

Ясно, что в сообществе, где одного вида очень много, а всех остальных очень мало, разнообразие низкое. Если при том же видовом богатстве всех видов поровну, то разнообразие более высокое. *Видовое разнообразие* — показатель, учитывающий и число видов, и степень «выровненности» их обилия (численности или биомассы). На видовое разнообразие влияют возраст сообщества, устойчивость климата, продуктивность, пространственная структура сообщества и его положение среди других сообществ.

Если сообщество существует в достаточно постоянных условиях миллионы лет, то виды, входящие в его состав, могли достигнуть большого разнообразия вследствие «дробления» ниш в ходе дивергенции; в более «молодом» сообществе могут преобладать менее специализированные виды. «Молодое» сообщество может быть менее разнообразным и потому, что некоторые виды, которые могли бы в нем жить, не успели в него вселиться. Возможно, по этой причине обеднены видами сообщества умеренной зоны, границы которых отодвигались к югу в периоды оледенений.

Еще недавно считалось, что наиболее разнообразные тропические леса — наиболее древние, стабильные сообщества. Сейчас установлено, что во время ледниковых периодов обширные пространства теперешних влажных тропических лесов в бассейне Амазонки и в Африке были заняты в основном саваннами. Однако в море саванны все же сохранялись островки леса. Из таких убежищ лесные животные и растения могли быстро расселяться при потеплении и увлажнении климата.

Количество образуемого органического вещества — *продуктивность* — тоже влияет на разнообразие. В сообществах с очень низкой продуктивностью (чистых холодных озерах, пустынях) видовое разнообразие низкое. С ростом продуктивности растет и разнообразие.

Существенное влияние на разнообразие оказывает неоднородность среды. Например, на литорали, где есть частицы грунта разных размеров (ил, песок, камни), встречается больше видов бентоса, чем на соседнем участке с однородным илистым дном. Разнообразие видов птиц зависит от числа вертикальных уровней (ярусов) растительности и резко возрастает при переходе от кустарниковых к лесным сообществам, где деревья образуют несколько ярусов.

Еще один фактор, влияющий на разнообразие,— островное положение или островная структура сообще-

ства. Уже давно было отмечено, что на островах встречается меньше видов, чем на той же площади на материке (конечно, в сходных сообществах). Видовое богатство островной фауны и флоры тем меньше, чем меньше размеры острова и чем дальше он расположен от вероятных источников вселения новых видов (от материка, от других крупных островов). Следует отметить, что на острова время от времени вселяются новые виды, а некоторые из «старых» видов могут вымирать. При определенном числе видов, которое зависит от размеров и местоположения острова, между вселением и вымиранием устанавливается равновесие. На многих островах условия благоприятны для быстрого видообразования в отдельных группах организмов. В результате такого бурного видообразования могут образовываться «скопления видов».

Островную структуру имеют многие сообщества. Настоящие острова — суша в океане, так же, как и озера — острова в «море суши». Островами можно считать и участки леса среди степной растительности. Заповедники тоже можно рассматривать как острова нетронутой природы среди измененного деятельностью человека ландшафта.

Экологическая структура сообществ. Сообщества характеризуются не только конкретным видовым составом, но и соотношениями видов, имеющих тот или иной тип питания, размеры и внешний облик, адаптации к факторам среды. Экологическая структура — это соотношение групп видов, занимающих определенные экологические ниши и выполняющих определенные функции в сообществе.

Сходство экологической структуры сообществ, имеющих разный видовой состав,— одно из замечательнейших явлений. Именно это сходство позволяет выделять типы биомов: пустыню, степь, саванну, широколиственный лес и т. п. . Видовой состав этих типов сообществ на разных континентах может быть совершенно несходным, но в них присутствуют виды растений и животных, имеющие похожий облик и играющие одинаковую роль в сообществах. Например, в степях наиболее распространенные растения — ксерофитные злаки. Среди животных тоже нередко встречаются удивительно сходные, хотя и малородственные виды, населяющие однотипные сообщества. Такие виды, занимающие сходные экологические ниши в сообществах одного типа, называют *экологическими двойниками* или *экологическими эквивалентами*. Некоторые примеры экологических двойников показаны на рисунке 262.

Экологические двойники возникают в ходе параллельной или конвергентной эволюции. Похожая среда обитания в сообществах одного типа определяет сходные направления эволюции многих видов.

Проблема границ сообществ. Различные взгляды на целостность сообществ. Реально ли существуют границы сообщества или они выделяются произвольно? От ответа зависят и взгляды на целостность сообщества. Существуют две точки зрения на эту проблему. Согласно первой, каждый вид имеет свою амплитуду устойчивости к различным факторам и по-своему распределен в зависимости от этих факторов. Распределения разных видов вдоль градиента фактора обычно широко перекрываются, и при этом виды не образуют четких групп со сходными амплитудами распределения. Поэтому состав сообществ случаен и определяется просто тем, какие виды могут жить

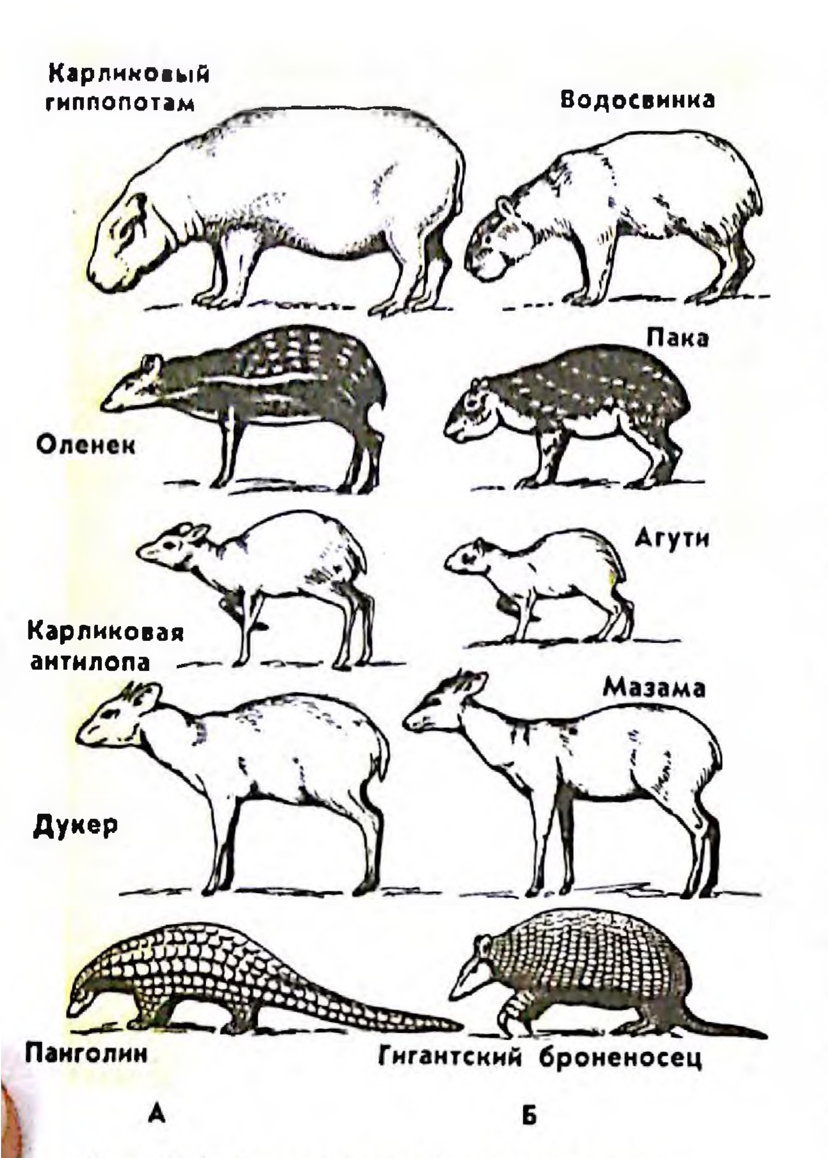


Рис. 262. Экологические эквиваленты.

Конвергентная, или параллельная, эволюция в похожих условиях среды приводит к формированию сходного облика у неродственных млекопитающих, населяющих дождевые леса Африки (*слева*) и Южной Америки (*справа*)

в данных условиях, а границы между сообществами проводятся лишь для удобства. На самом деле сообщества плавно переходят одно в другое.

Согласно другой точке зрения, сообщество — нечто вроде «сверхорганизма», а его части — популяции разных видов — «пригнаны» друг к другу в процессе совместной эволюции, как органы в пределах организма. Существуют серьезные доводы в пользу взгляда на сообщество как на «сверхорганизм», обладающий высокой целостностью и четко отграниченный от других подобных сверхорганизмов. Например, при интродукции видов человеком очень часто оказывалось, что вселенцы могут жить только в измененных человеком сообществах; местные природные сообщества «противятся» внедрению чуждых видов. Целостность сообществ сохраняется и при их смене в ходе эволюции: например, при смене сообществ растений в меловом периоде существовали бок о бок сообщества мезофита и кайнофита (подразделения, соответствующие растениям мезозойской и кайнозойской эр), но смешанных сообществ не было. В пользу организменной концепции свидетельствует и существование сукцессионных систем — закономерных смен одного сообщества другим, напоминающих стадии развития организма.

?

1. В лесах умеренного пояса в Северной Америке встречается до 30 видов деревьев на гектаре, а в Европе — в несколько раз меньше. С чем это может быть связано?

2. Попробуйте с точки зрения концепции экологической ниши объяснить, почему с ростом продуктивности сообществ растет их видовое разнообразие.

3. На Кавказе встречается около 6 тыс. видов цветковых растений, а на равной по площади территории в средней полосе Европейской части нашей страны — всего 2 тыс. видов. Чем можно объяснить это различие? Сохранится ли оно, если сравнить число видов растений на небольших площадях? Где богаче видовой состав насекомых — на Кавказе или в средней полосе?

4. Как вы думаете, почему на островах встречается меньше видов, чем на той же площади на материке? Где, по-вашему, будет больше видовое богатство — на отдельном острове или на архипелаге, имеющем ту же площадь?

5. Вам разрешено отвести под заповедники 1% территории вашей области. Как бы вы

поступили: организовали один большой заповедник или множество мелких? Обоснуйте свой выбор.

6. Приведите примеры экологических эквивалентов среди растений, птиц и млекопитающих.

§ 97. Смена сообществ — сукцессия

Что такое сукцессии — Концепция климакса — Изменение сообщества в ходе сукцессии

Что такое сукцессия. *Сукцессия* — несезонная, направленная и непрерывная последовательность появления и исчезновения видов в данном местообитании. Такое общее определение охватывает разнородные явления. Это и смена населения лужицы по мере ее высыхания, и смена видов, населяющих разлагающуюся хвою, и смена сообществ, приводящая к появлению леса на месте заброшенного поля. Иногда термином «сукцессия» обозначают лишь такие изменения видового состава (смену сообществ), причины которых заключаются в жизнедеятельности самого сообщества, а не вызваны внешними факторами.

Пример сукцессии, приводящей к смене одного сообщества другим,— зарастание небольшого озера с последующим появлением на его месте болота, а затем леса (рис. 263). Сперва по краям озера образуется сплавина — плавающий ковер из осок, мхов и других растений. Постепенно озеро заполняется отмершими остатками растений — торфом. Образуется болото, постепенно зарастающее лесом.

При зарастании озера, голых песчаных дюн, заброшенных сельскохозяйственных угодий происходят смены одних комплексов растений другими. Параллельно меняется и животное население.

Концепция климакса. Сообщество, стабильное при отсутствии внешних нарушений, называют *климаксным* (или *климаксом*), а сообщества, сменяющие друг друга в ходе сукцессии,— *сериальными*.

По мере продвижения к климаксу сглаживаются исходные различия микрорельефа, увлажненности и других факторов. Поэтому состав видов климаксного сообщества зависит в большей мере от макроклимата. Каза-

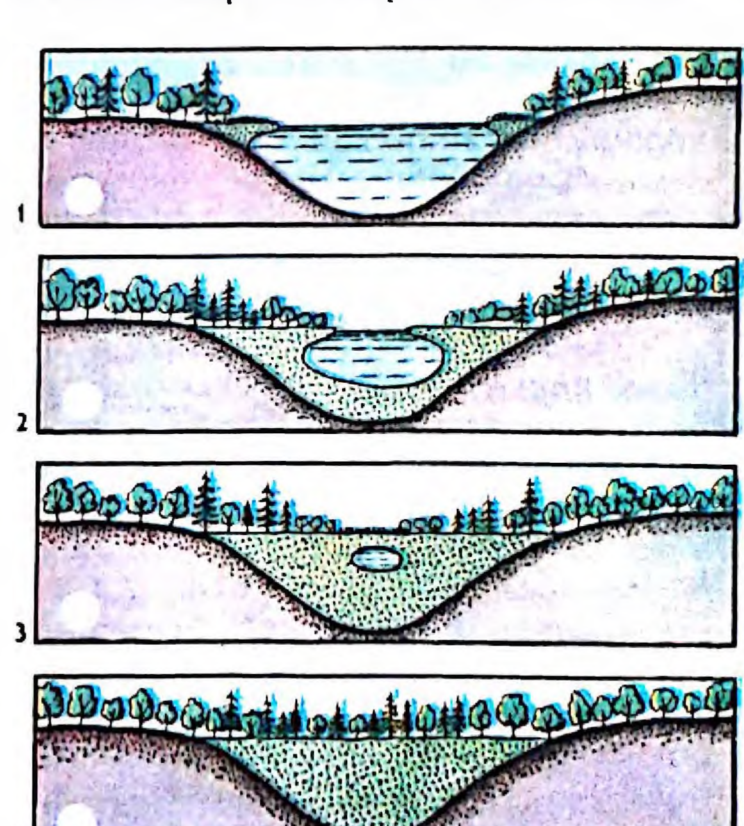


Рис. 263. Сукцессия при зарастании небольшого озера.

Растительность продвигается от берегов к центру водной поверхности (*1*). Этот процесс продолжается, и озеро постепенно заполняется торфом (*2*, *3*). Через несколько тысячелетий, после того как озеро заполнится торфом, на его месте вырастает лес (*4*)

лось бы, при этом через некоторое время вся территория данного климатического пояса должна оказаться занятой одним-единственным сообществом — климаксом. В действительности же бок о бок продолжают существовать десятки разных сообществ. Дело в том, что для завершения большинства сукцессий требуются сотни и тысячи лет. Например, в лесной зоне умеренного пояса для завершения сукцессий, начавшихся «на голом месте» (их еще называют *первичными*), требуется от 200—300 до 1000 лет. При этом длительность сукцессии зависит от местных условий. Например, в водоемах с сильным течением или на крутых склонах, где отложенная органика выносится за пределы сообщества, сукцессия резко замедляется или вообще останавливается. В других случаях на сообщество периодически действуют внешние нарушения: пожары, наводнения, вырубка участков леса. Каждое такое нарушение может отбрасывать сообщество назад, на более ранние стадии сукцессии. Если растительность и почва не уничтожены полностью, начинающаяся вслед за нарушением сукцессия называется *вторичной*.

За период, необходимый для достижения климакса, нарушения могут воздействовать на большую часть территории. Тогда климаксное сообщество будет занимать лишь небольшие участки, где никаких катаклизмов за 1000 лет не произошло. Например, климакс Подмосковья — дубрава с подлеском из орешника и доминированием осоки волосистой в травяном покрове. Но на большей части Московской области сообщества испытывают частые нарушения (в частности, из-за деятельности человека) и находятся на разных стадиях вторичных сукцессий.

Изменение сообщества в ходе сукцессий. По ходу замены одного сообщества другим прежде всего меняется видовой состав. Однако надо заметить, что не все виды в равной степени «чувствительны» к смене сообществ. Большинство видов растений входят в состав определенных ассоциаций. Среди них различают *виды-доминанты,* господствующие в отсутствие нарушений, и *эксплеренты* — они конкурентно слабее доминантов, но быстро захватывают участки, где покров доминантов нарушен. Среди доминатов *виды-эдификаторы* образуют ярус, в наибольшей степени формирующий характерную для сообщества среду; при уничтожении этого яруса не могут существовать и остальные ярусы.

Есть еще одна категория видов, называемая *ценофобы* («не любящие сообществ»). Ценофобы поселяются на участках, лишенных растительности, еще до появления пионерных видов сукцессионного ряда, и вытесняются при вселении последних. От пионерных видов ценофобы отличаются тем, что их присутствие не обязательно для прохождения последующих стадий сукцессии. В любом сообществе постоянно появляются участки, лишенные растительного покрова, поэтому растения-ценофобы могут присутствовать на всех стадиях сукцессии. Всем знакомые ценофобы — так называемые «сорняки», поселяющиеся на пустырях, свалках и других местах, где растительность уничтожена человеком.

Обычно в ходе сукцессии растет биомасса сообщества. Сложным образом меняется в ходе сукцессии видовое богатство. На ранних стадиях сукцессии оно быстро возрастает, на промежуточных стадиях достигает максимума (или имеет несколько

максимумов), а при достижении климакса может снижаться. Видовое разнообразие по ходу сукцессии обычно растет.

В ходе сукцессии более простые сообщества с низким разнообразием, простой пространственной структурой, несбалансированным приходом и расходом энергии и вещества сменяются сообществами с более сложной структурой и большей сбалансированностью. Многие раннесукцессионные виды более подвержены r-отбору, а позднесукцессионные — K-отбору. Для первых характерны небольшие размеры, короткие жизненные циклы, хорошая способность к расселению. Они первыми захватывают освободившиеся участки, а позднее вытесняются K-стратегами.

?

1. Какие процессы, кроме сукцессий, сопровождаются изменениями видового состава в сообществах? В чем их отличия от сукцессий?

2. Является ли сукцессией процесс заселения организмами безжизненного острова?

3. Приведите примеры сукцессий, происходящих на небольших участках, и сукцессий, охватывающих значительные территории.

4. Как вы думаете, замедляются или ускоряются сукцессии по мере продвижения к климаксу? Ответ обоснуйте.

5. На заброшенных полях сперва поселяются травянистые однолетники, через несколько лет их сменяют многолетние травянистые растения, затем кустарники и, наконец, деревья. Почему виды появляются в такой последовательности и каковы могут быть в данном случае причины смены одних растений другими?

§ 98. Сообщества и эволюция. Причины экологических катастроф прошлого

Влияние сообществ на эволюцию видов — Экологические катастрофы прошлого, их причины и последствия

Влияние сообществ на эволюцию видов. Облик современных сообществ сформировался в ходе эволюции, длившейся десятки и сотни миллионов лет. Сообщество как целостная система влияет на эволюцию своих составных частей — видов. Воздействием сообществ на эволюцию видов могут объясняться две очень важные черты макроэволюции: направленность и неравномерность темпов.

Направленность эволюции — сохранение определенной тенденции (например, увеличение размеров) в течение длительного времени в эволюции данной группы. Результат направленной эволюции — возникновение конвергенций и параллелизмов (см. с. 308). Именно в результате параллельной или конвергентной эволюции возникают экологические эквиваленты (см. § 96). Сходная среда сообществ определяет параллельную эволюцию видов: сообщество определенного типа представляет собой ограниченный набор возможных экологических ниш, которые могут занять виды в ходе эволюции.

Неравномерность темпов эволюции характерна для большинства крупных таксонов, хорошо изученных палеонтологами. Периоды медленной, плавной эволюции чередуются с более короткими периодами быстрой, менее направленной эволюции, в течение которых многие старые таксоны вымирают, и их место занимают новые. Периоды вымирания и последующего быстрого видообразования часто совпадают по времени

в разных группах организмов, входящих в состав одних и тех же сообществ.

Насколько эволюция неравномерна, показывает такой пример. Среди насекомых новые виды могут возникать всего за несколько десятков поколений при переходе на новый источник питания. А средний возраст современных видов насекомых, по оценкам палеонтологов — 5—6 млн. лет. Таким образом, среди насекомых средняя скорость эволюции на несколько порядков ниже, чем потенциально возможная.

Преобладание медленной эволюции в историческом развитии таксонов объясняется *влиянием сообщества на эволюцию его членов*. Каждая популяция, входящая в состав сообщества, испытывает мощное и разнообразное воздействие популяций других видов. Это воздействие выступает в роли регулирующих факторов, снижающих темпы эволюции и ограничивающих ее возможные направления.

Любое сообщество регулирует условия среды, почти всегда делая их более стабильными. В более стабильной среде усиливается стабилизирующий отбор (см. с. 269). Уменьшается изменчивость организмов — биотическая среда становится более предсказуемой, и стабилизирующий отбор еще более усиливается. Такая система с положительной обратной связью снижает вероятность крупных эволюционных изменений.

Другой механизм снижения темпов эволюции — *регуляция численности*. В большинстве сложных сообществ биотические факторы, зависящие от плотности, стабилизируют численность популяций. При этом снижается влияние дрейфа генов.

В любом насыщенном видами сообществе маловероятно возникновение нового типа питания или других крупных новшеств. Например, вновь возникший летающий хищник вряд ли будет сразу охотиться эффективно. Его появление возможно лишь тогда, когда летающих охотников нет и не было, и у других видов сообщества не выработались способы защиты от них. Гораздо более вероятные, «разрешенные» изменения — специализация в пределах ниши (например, подразделение популяции насекомоядных птиц на две — кормящиеся на земле и на деревьях). Такое «дробление» ниш обычно сочетается с дублированием: большинство функций в сообществе могут выполняться разными видами. Вымирание одного из них приводит лишь к расширению ниши или возрастанию численности «дублеров», не отражаясь на других членах сообщества.

Все эти механизмы позволяют сообществу регулировать эволюцию видов и длительно поддерживать устойчивость. Если механизмы нарушаются, может начаться период быстрой эволюции, приводящий к разрушению сложившегося сообщества и его замене другим. Такие разрушения сообществ (экологические кризисы) неоднократно имели место в прошлом.

«Экологические катастрофы» прошлого, их причины и последствия. Одна из «экологических катастроф» — смена наземных сообществ в середине мелового периода, связанная с широким распространением цветковых растений. Вытеснение сообществ голосеменных и появление на их месте сообществ цветковых вызвало крупные вымирания, а затем — лавинообразное возникновение новых таксонов среди млекопитающих, рептилий и особенно среди насекомых.

Вот вероятный сценарий этой катастрофы. Цветковые, видимо, исходно были околоводными растениями. По берегам водоемов всегда много нарушенных участков; можно предполагать, что первые цветковые были либо пионерными видами сукцессий, либо, более вероятно, ценофобами. Они приобрели адаптации к опылению насекомыми (уже существовали насекомые, участвовавшие в опылении ископаемых голосеменных — беннетитов). Цветковые-сорняки «переманили» насекомых у беннетитов, после этого началось расселение цветковых. Проникая на нарушенные участки, цветковые вытеснили оттуда прежние пионерные виды. Новые пришельцы по-иному, чем прежде, влияли на химический состав почвы. Прежняя сукцессия не могла продолжаться на участке, захваченном ими, и весь сукцессионный ряд нарушался. На этих участках сукцессия шла по кругу: после очередного нарушения снова вырастали пионерные цветковые. В ходе эволюции стали появляться новые виды цветковых, формирующие следующие стадии сукцессионного ряда. За несколько миллионов лет новые сообщества вытеснили прежние. Эта коренная смена растительных сообществ и повлекла крупные вымирания животных. В новых, сравнительно простых, не насыщенных видами сообществах создались условия для быстрой эволюции, возникло множество видов, и в их числе — родоначальники крупных таксонов с новым типом организации (способом движения, питанием и т. д.).

Итак, к смене сообществ в ходе эволюции могут приводить внутренние факторы, например, появление ценофобных видов, нарушающих ход сукцессии.

?

1. Приведите примеры влияния сообщества на эволюцию видов. Как это влияние определяет направление эволюции?

2. Как вы думаете, почему самые быстрые темпы эволюции, зарегистрированные в палеонтологической летописи, наблюдаются у таких крупных животных, как слоны? Ведь с точки зрения популяционной генетики это совершенно необъяснимо.

3. Есть ли сходство между современным экологическим кризисом и экологическим кризисом, описанным в параграфе.

§ 99. Круговорот веществ и поток энергии в экосистемах. Продуктивность экосистем

Что такое круговорот вещества и поток энергии — Биомасса и продукция. Продуктивность основных экосистем — Трофические уровни. Пирамиды численностей, биомасс и энергий — Трофические цепи и трофические сети — Круговороты веществ в экосистемах

Что такое круговорот вещества и поток энергии. Экосистема — не просто сумма популяций и условий среды, а система взаимодействий между ними. Благодаря этим взаимодействиям у экосистем появляются новые свойства, главное из которых способность к самоподдержанию. Экосистемы самоподдерживаются благодаря круговороту веществ и потоку энергии. Рассмотрим, что это такое, на примере озера.

В озеро поступает энергия в виде солнечного света. Водные растения за счет энергии света синтезируют органические вещества из углекислого газа и воды. Автотрофные организмы,

способные к синтезу органических веществ из неорганических, по их роли в сообществе называются *продуцентами* («образователи»). Растения идут в пищу животным, которые сами не способны к синтезу органики

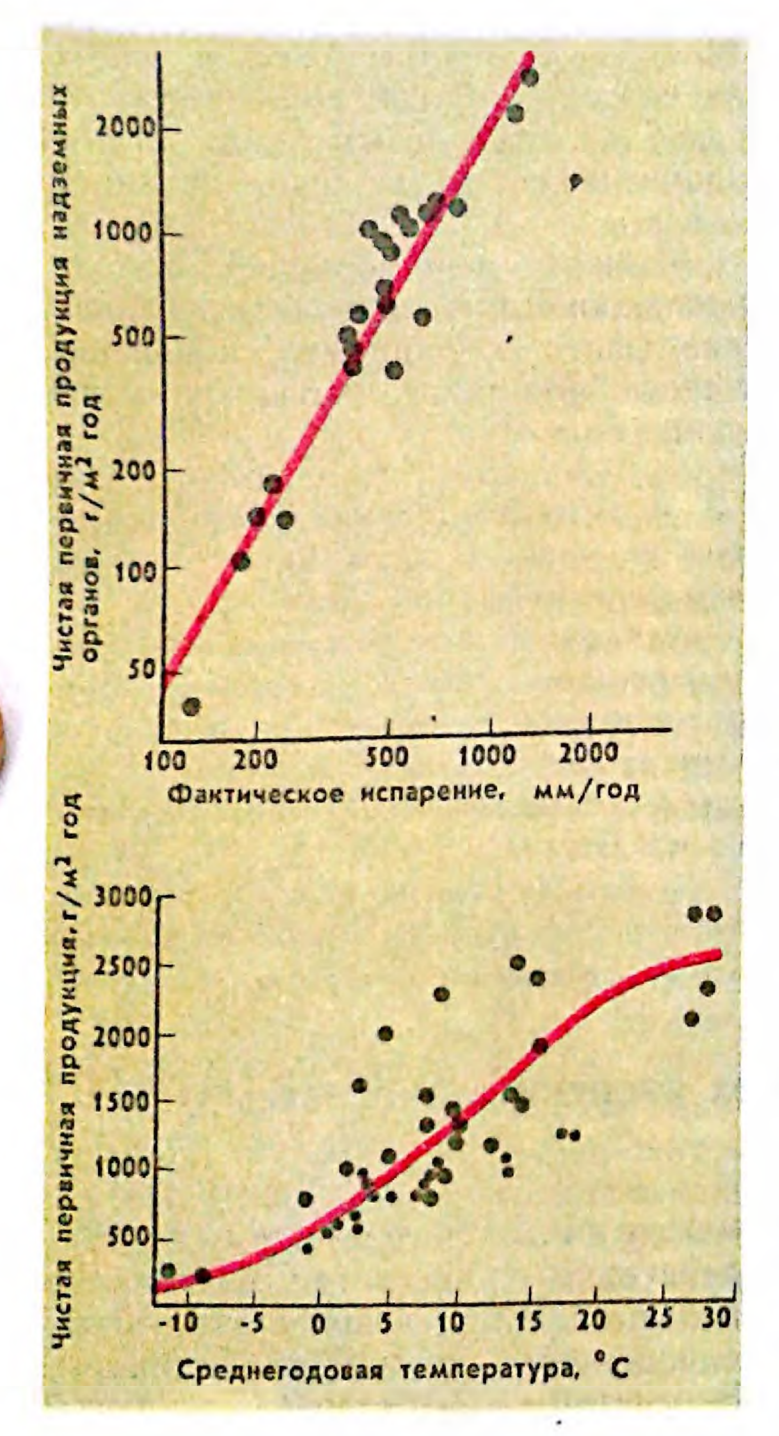


Рис. 264. Зависимость чистой первичной продукции (ЧПП) от факторов среды.

Вверху — ЧПП линейно возрастает с увеличением испарения воды; *внизу* — ЧПП в среднем растет вдоль градиента температуры от полюсов к экватору (точки — отдельные изученные сообщества)

из неорганики. Такие гетеротрофные организмы называются *консументами* («потребители»).

Бактерии и грибы, играющие главную роль в разложении органики, называются *редуцентами* («разрушители»).

Итак, органическое вещество, образованное растениями, переходит в тела животных, а затем при участии бактерий вновь превращается в неорганические вещества, усваиваемые растениями. В экосистеме осуществляется круговорот веществ.

В синтезируемых продуцентами органических соединениях запасена энергия, полученная экосистемой от Солнца. Часть ее идет на нужды самих продуцентов — расходуется на транспорт веществ, процессы синтеза, рассеивается в виде тепла в ходе клеточного дыхания. Поэтому для консументов доступна лишь часть энергии, запасенной продуцентами. Еще меньшую долю энергии могут использовать консументы, питающиеся другими консументами. Часть энергии, рассеянная в виде тепла, не может быть использована вновь для образования биомассы. Поэтому необходим постоянный приток энергии, чтобы сообщество могло существовать.

Биомасса и продукция. Продуктивность основных экосистем. Биомасса и продукция — показатели, лежащие в основе «жизнеобеспечения» сообществ и человечества как части биосферы. *Биомасса*, или *урожай на корню*,— масса органического вещества, заключенного в телах живых организмов на единице площади. Биомасса может быть как живой, так и мертвой (например, древесина, кора деревьев).

Продукция — прирост биомассы за единицу времени. Различают первичную и вторичную продукцию.

Первичная продукция — органическое вещество, которое образуют продуценты в процессе фотосинтеза или хемосинтеза. *Вторичная продукция* — биомасса, образуемая за единицу времени всеми редуцентами и консументами.

Лишь часть энергии света, получаемой земной поверхностью, может быть использована растениями. Из коротковолнового излучения Солнца только 44% относится к фотосинтетически активной радиации (ФАР) — это свет, по длине волны пригодный для фотосинтеза. ФАР тоже используется далеко не полностью. Часть света падает на поверхность, лишенную растительности, а свет, попадающий на растения, лишь частично улавливается хлоропластами и используется при фотосинтезе. Лишь менее 25% энергии ФАР первоначально накапливается в виде органического вещества растений. Эта запасенная энергия — *валовая первичная продукция* (ВПП). Значительный процент ВПП расходуется на дыхание самими растениями в лесах умеренной зоны 50—60%, в тропических лесах — до 80%. Оставшаяся часть энергии, доступная для использования консументами,— это *чистая первичная продукция* (ЧПП). Ученые определили среднюю продуктивность наземных и водных сообществ (рис. 264).

На ЧПП оказывают влияние такие факторы, как количество ФАР, температура, количество доступной для растений воды, развитость почвенного покрова и содержание минеральных веществ. На суше ЧПП тесно связана с фактическим испарением, которое в засушливом климате равно количеству осадков (рис. 265, *вверху*). ЧПП снижается вдоль градиента температуры от экватора к полюсам (рис. 265, *внизу*).



Рис. 265. Площадь поверхности и годовая продукция экосистем (выражены в процентах от соответствующих величин для всего земного шара)

Трофические уровни. Пирамиды численностей, биомасс и энергий. Одноклеточных планктонных водорослей поедают животные-фильтраторы, например ветвистоусые рачки. Их, в свою очередь, потребляют хищные личинки комаров хаоборусов. Этими личинками питаются некрупные рыбы, например плотва; плотва становится добычей щуки. Такая последовательность питающихся друг другом организмов называется *трофической цепью*. Составляющие эту цепь популяции относятся к разным *трофическим уровням*. Первый трофический уровень — *продуценты*; второй — питающиеся ими *консументы*, которых называют *консументами I порядка*; ими питаются *консументы II порядка* (в нашем примере — личинки хаоборуса) и т. д. Соотношения численностей, биомасс и продукций (потоков энергии) популяций, относящихся к последовательным трофическим уровням, называют *экологическими*

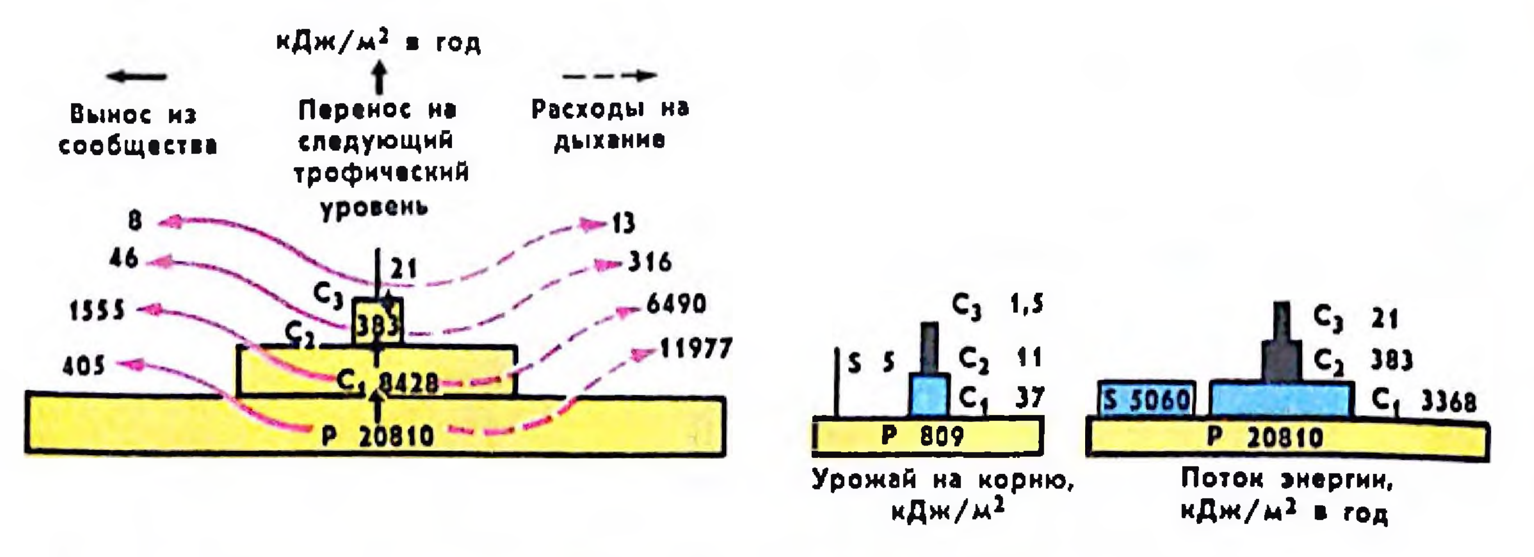


Рис. 266. Биомасса и потоки энергии разных трофических уровней системы ручьев.

Слева — перенос энергии и ее расход на разных трофических уровнях. Растения расходуют на дыхание около половины энергии, усвоенной при фотосинтезе. Консументы первого порядка расходуют на дыхание 3/4 энергии, поступившей на этот трофический уровень. На четвертый трофический уровень поступает лишь 0,1% от валовой первичной продукции. *Справа* — сравнение пирамид биомассы (урожая на корню) и энергии. Консументы (животные) и редуценты (бактерии и грибы) показаны отдельно. Биомасса редуцентов невелика, но они потребляют больше половины энергии, содержащейся в растениях. Р — продуценты, C_1, C_2, C_3 — консументы I, II, III порядка, S — редуценты

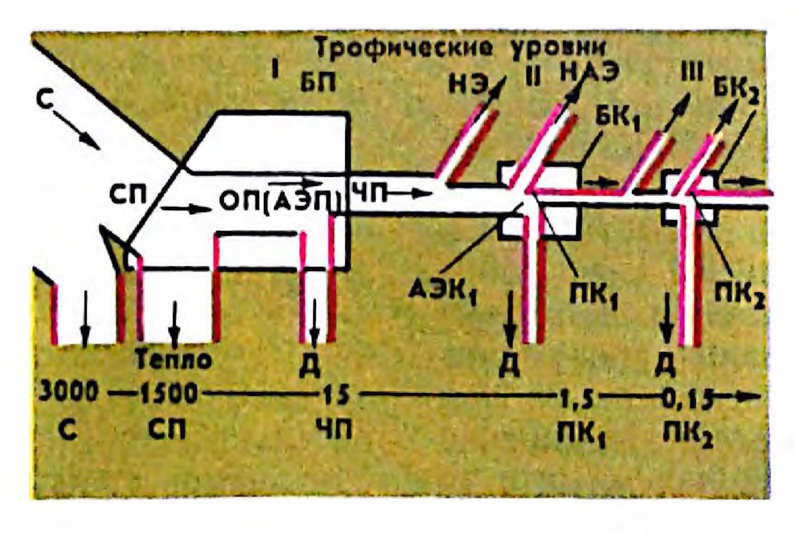


Рис. 267. Упрощенная диаграмма потока энергии в линейной пищевой цепи с тремя трофическими уровнями.

С — общее поступление энергии со светом; СП — свет, поглощенный растениями-продуцентами; ОП (АЭП) — общая продукция (энергия, ассимилированная продуцентами); ЧП — чистая первичная продукция; НЭ — неиспользованная энергия (чистая первичная продукция); НАЭ — неассимилированная энергия (в виде экскрементов); $АЭК_1$ — энергия, ассимилированная консументами первого порядка; $ПК_1$ — продукция консументов первого порядка (энергия, доступная для следующего трофического уровня); $ПК_2$ — то же, консументов второго порядка; БП, $БК_1$, $БК_2$ — биомассы продуцентов, консументов I порядка, консументов II порядка; Д — расходы энергии на дыхание. *Внизу* показано примерное содержание энергии в продукции трех трофических уровней при энергии падающего света 3000 ккал/м² в день. *Красным* обозначены потоки энергии, рассеянной в виде тепла и энергии, не использованной сообществом

пирамидами. Их изображают в виде диаграмм, где ширина столбиков отражает соответствующий показатель каждого из уровней (рис. 266).

Наиболее разнообразны *пирамиды численностей.* В сообществе планктона численность продуцентов обычно в десятки и сотни раз больше численности консументов, а в лесу сотни тысяч консументов (насекомые, клещи, нематоды) могут питаться одной крупной особью дерева — продуцента.

Биомасса продуцентов в большинстве случаев максимальна, а биомасса организмов каждого последующего трофического уровня больше, чем предыдущего. Однако в некоторых сообществах биомасса консументов I порядка бывает больше биомассы продуцентов.

Пирамиды потоков энергии никогда не бывают «перевернутыми»: следующий трофический уровень может «пропустить через себя» лишь часть энергии, усвоенной предыдущим уровнем (см. рис. 268).

Процесс переноса энергии от уровня к уровню иллюстрируют диаграммы потока энергии. Диаграмма, показывающая три трофических уровня линейной пищевой цепи, показана на рисунке 267.

Продукция следующего трофического уровня обычно меньше 10% от продукции предыдущего: 90% и более составляет не использованная, не усвоенная и израсходованная на дыхание энергия. Именно поэтому трофические цепи не могут быть длинными. Консументы IV, V порядков всегда имеют очень низкую биомассу и продукцию: ведь они могут использовать не более 0,01—0,001% от ЧПП.

Трофические цепи и трофические сети. В любом сообществе кроме консументов, питающихся биомассой,

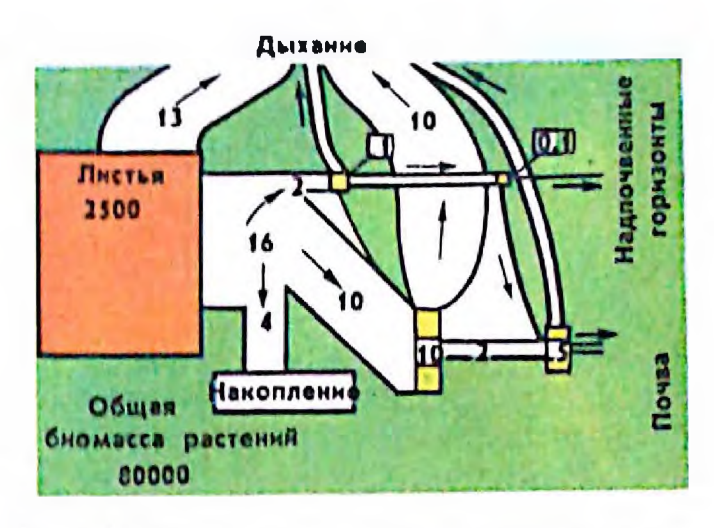


Рис. 268. Схема, показывающая потоки энергии через пастбищную (надпочвенные горизонты) и детритную (почва) пищевые цепи в лесу.

Прямоугольники — урожай на корню; *стрелки* — потоки энергии, *цифры* — ккал/м^2·день. Биомасса организмов, населяющих почву, на порядок больше, чем биомасса консументов в надпочвенных ярусах; основная часть потока энергии проходит через детритную пищевую цепь

есть потребители детрита — животные-детритофаги, бактерии, грибы. Пищевые цепи потребителей мертвой органики называются *детритными*, а цепи, где пищей служит живая органика,— *пастбищными.* На рисунке 268 показаны потоки энергии через детритную и пастбищную цепи в лесном сообществе. Детритные пищевые цепи играют важную роль в сообществах. Например, в лесу биомасса и продукция населения почвы в 10 раз больше, чем животных надпочвенных ярусов. По современным оценкам, во многих наземных сообществах до 98% всей вторичной продукции дают редуценты-микроорганизмы. Во всех сообществах планеты на долю редуцентов приходится больше половины вторичной продукции.

Детритные пищевые цепи бывают довольно длинными. Животные, пропуская детрит через кишечник, из-

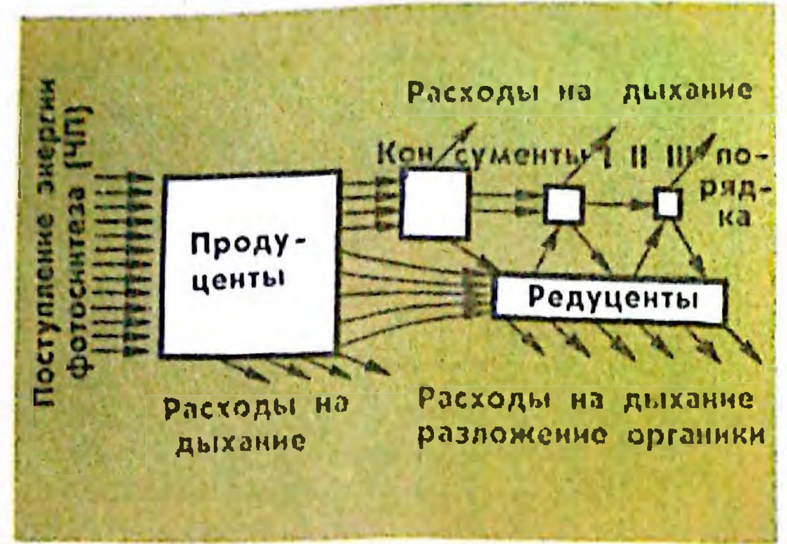


Рис. 269. Поток энергии в природном сообществе.

В устойчивом сообществе поступление энергии фотосинтеза (*слева*) равно ее рассеиванию в окружающую среду. Энергия, заключенная в органическом веществе сообщества, остается постоянной

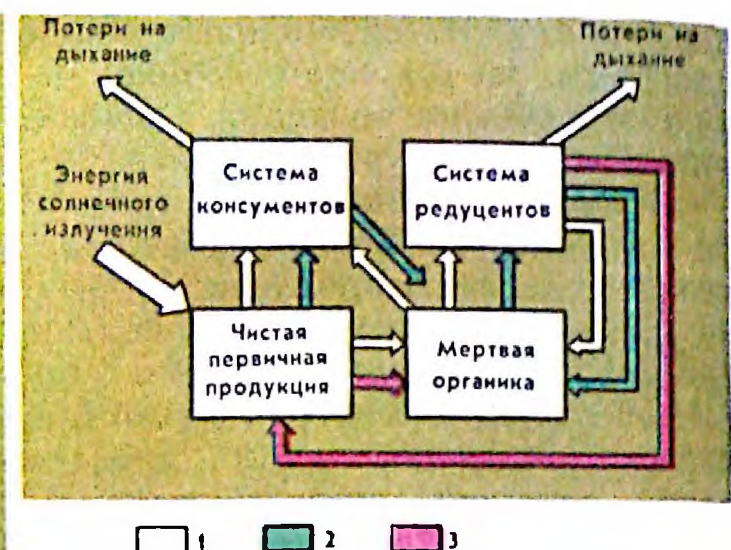


Рис. 270. Зависимость между потоком энергии и круговоротом биогенных элементов в сообществе:

1 — поток энергии; *2* — поток биогенных элементов, связанных с органическим веществом; *3* — передвижения биогенных элементов в свободной неорганической форме

мельчают его; их экскременты служат благоприятной средой для развития бактерий и грибов. Многие животные-детритофаги поедают не столько мертвую органику, сколько поселившихся на ней бактерий и грибы. В детритные цепи могут входить и хищники. Вот пример такой цепи: мертвые ткани растений — грибы — многоножки кивсяки — их экскременты — грибы — ногохвостки — хищные клещи — хищные многоножки — их трупы — бактерии.

На рисунке 269 показана схема переноса энергии между растениями-продуцентами, животными-консументами и микроорганизмами-редуцентами. Уже из этой схемы видно, что представление о пищевых цепях и трофических уровнях — скорее абстракция. Линейную цепь с четко разделенными уровнями можно создать в лаборатории. Но в природе реально существуют трофические сети, в которых многие популяции принадлежат сразу к нескольким трофическим уровням. Один и тот же организм нередко потребляет в пищу и животных, и растения; хищник может питаться консументами I и II порядка; многие животные едят и живые, и отмершие растения.

Благодаря сложности трофических связей выпадение какого-то одного вида нередко почти не сказывается на сообществе. Пищу исчезнувшего вида начинают потреблять другие «пользователи», питавшиеся им виды находят новые источники пищи, и в целом в сообществе сохраняется равновесие.

Круговороты веществ в экосистемах. Пути вещества и энергии в экосистемах в значительной степени совпадают (рис. 270). Например, углерод в виде молекулы CO_2 фиксируется при фотосинтезе, включаясь в биомассу растений. В виде органических молекул углерод потребляется животными и входит в состав их клеток, переходит в мертвую органику в виде остатков растений и трупов

животных, затем вновь поглощается редуцентами. В конце концов энергия химических связей молекул, содержащих углерод, рассеивается в виде тепла. С этого момента она уже не может быть вновь использована организмами. Здесь пути вещества и энергии расходятся: углерод в процессе дыхания вновь в виде CO_2 поступает в среду и может использоваться растениями.

Круговорот веществ никогда не бывает полностью замкнутым: органические и неорганические вещества частично выносятся за пределы сообщества, и в то же время их запасы пополняются за счет внешних источников. Вещества могут вымываться и выноситься водой и ветром, поступать в атмосферу в виде газов, покидать сообщество при миграции организмов. В сообщество вещества поступают с осадками, пылью, при биологической фиксации атмосферных газов и др.

Рассмотрим подробнее круговорот одного из важнейших биогенных элементов — азота. В ходе круговорота азот претерпевает сложные химические превращения. Огромное количество азота находится в атмосфере в виде N_2. Однако большинство организмов не способны усваивать эту форму азота. Он вовлекается в круговорот в виде соединений, образующихся под действием света и при разрядах молний, а также благодаря азотфиксации. К азотфиксации способны некоторые прокариоты — симбионты растений и животных и свободноживущие. Азотфиксация осуществляется с затратами энергии. При этом азот включается в состав белков, нуклеиновых кислот и других органических молекул в виде аминогрупп (NH_2^-). Сложные органические соединения, содержащие азот, а также мочевина ($CO(NH_2)_2$), выделяемая животными, благодаря деятельности бактерий-редуцентов аммонифицируются: азот переходит в состав молекулы аммиака (NH_3), который при взаимодействии с водой дает ион аммония ($NH^+{}_4$).

В такой форме азот могут усваивать растения, и частично он вновь включается в состав органики. Одна-

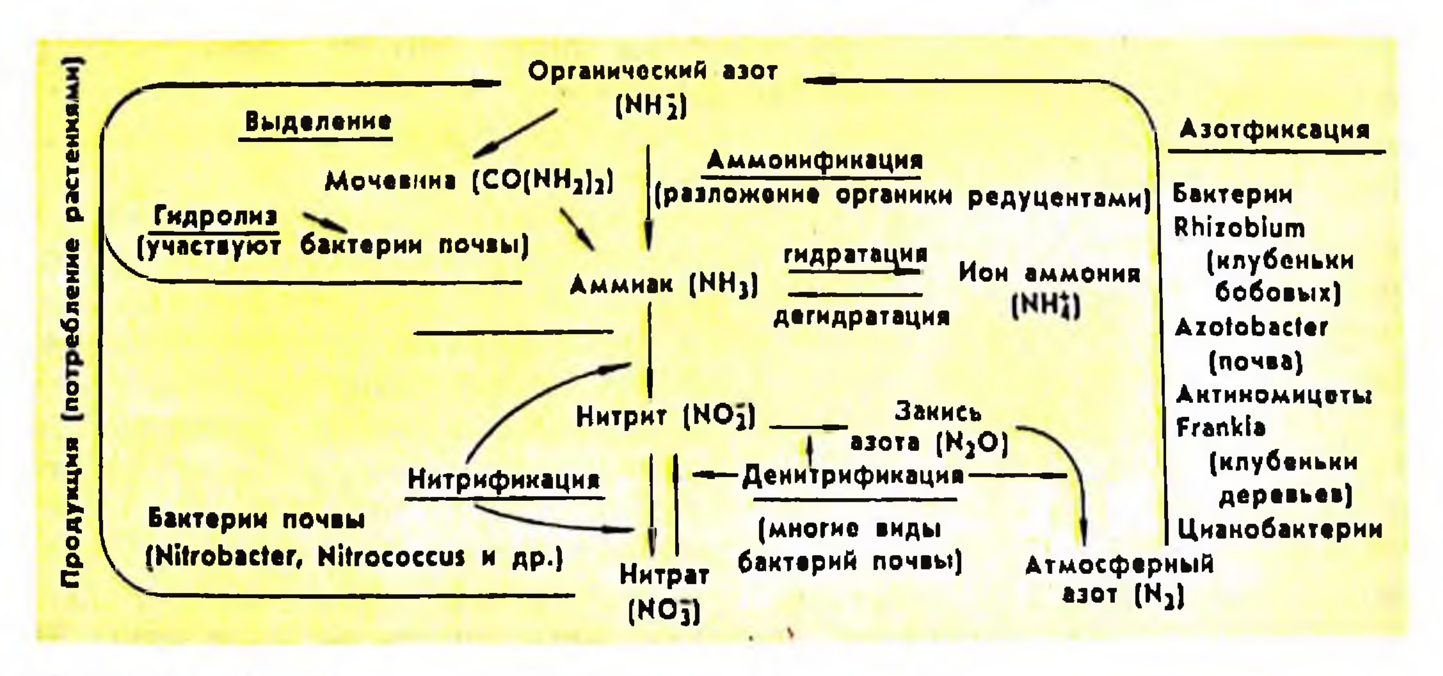


Рис. 271. Основные биохимические этапы круговорота азота.

Большинство превращений азота зависит от деятельности микроорганизмов

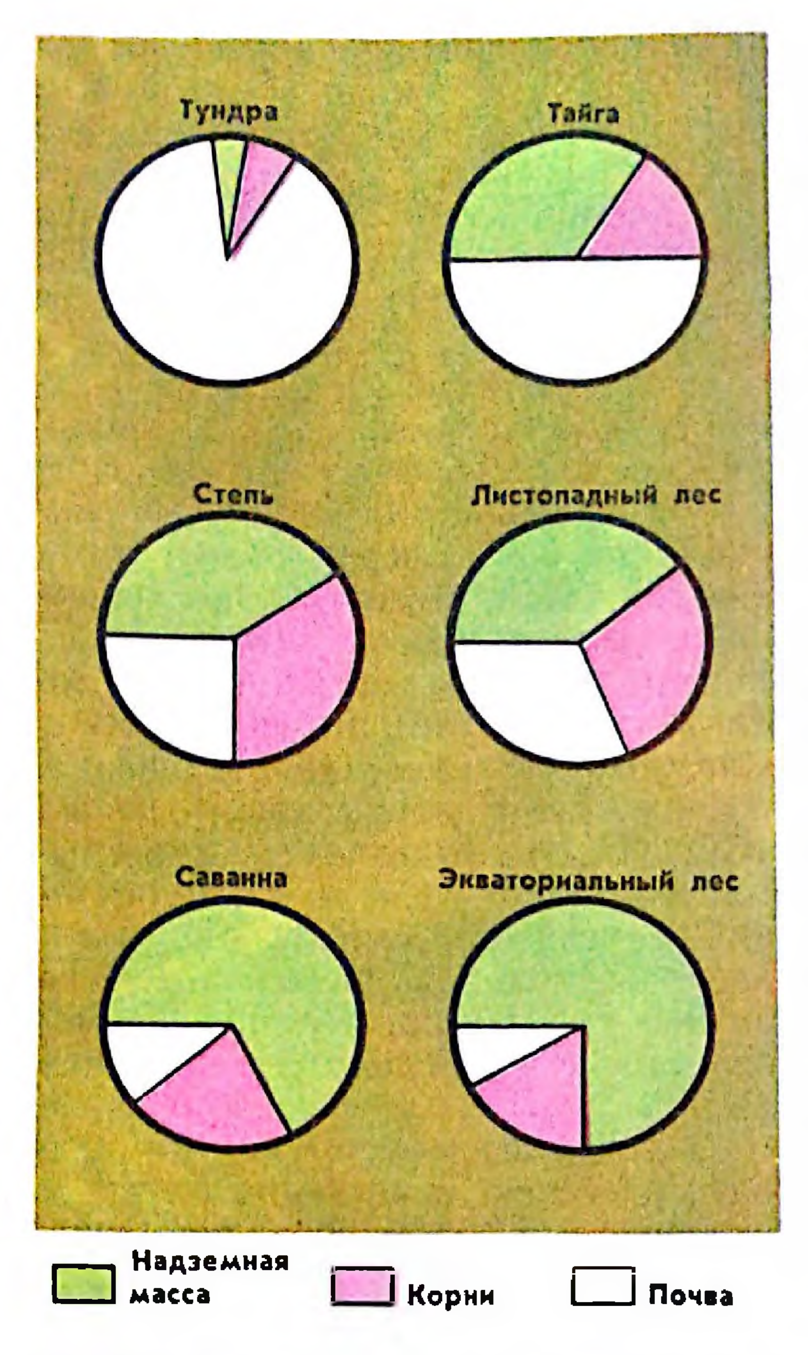


Рис. 272. Распределение азота между надземными частями растений, корнями и почвой в шести типах биомов.

Доля азота в составе живой биомассы возрастает от полюсов к экватору. В холодных регионах, где процессы разложения идут медленно, биогенные элементы накапливаются в мертвом органическом веществе

ко большая часть азота переходит в нитрит-ионы (NO_2^-), а затем в нитрат-ионы (NO_3^-). Этот процесс называется *нитрификацией* и осуществляется благодаря деятельности хемосинтезирующих бактерий родов Nitrosomonas и Nitrobacter, получающих за счет окислительных реакций энергию (см. § 12). Именно в форме нитрат-ионов основная часть азота усваивается растениями. Азот возвращается в атмосферу вследствие процесса денитрификации, проходящего в несколько стадий: $NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$. Денитрификации тоже способствуют микроорганизмы, хотя она может происходить и без их участия. На рисунке 271 показана схема основных превращений азота в ходе биотического круговорота.

Круговорот азота был подробно изучен в лесных экосистемах. Оказалось, что поступление и вынос азота очень невелики по сравнению с его количеством, вовлеченным в круговорот. Наиболее важный источник поступления азота — биологическая азотфиксация. Лишь небольшой процент азота содержится в почве в виде доступных для растений растворенных неорганических веществ. Основная часть азота находится в составе органических веществ и химически связана с частицами почвы.

Когда лес вырубают, увеличивается сток воды с данного участка, что приводит к разрушению почвы. При этом вынос водой азота в виде нитратов увеличивается в десятки раз. В результате резко снижается плодородие почвы.

Сообщества сильно различаются по содержанию азота в надземной и подземной биомассе растений и в мертвом органическом веществе (рис. 272). В холодных районах азот и другие биогенные элементы накапливаются в медленно разлагающейся мертвой органике. В сообществах тропиков отмершая органика быстро разлагается, основная доля биогенных элементов заключена в биомассе растений. Поэтому при вырубке экваториальных лесов потери биогенных элементов в экосистеме

особенно велики. Земледелие на освободившихся землях требует использования больших количеств минеральных удобрений, а для восстановления продуктивности естественным путем может потребоваться несколько столетий.

Нарушение круговорота на любом из его этапов непременно окажет воздействие на все остальные этапы. При этом может возрастать потеря биогенных элементов, и в результате снижается продуктивность сообщества.

?

1. В каких единицах измерения можно выразить биомассу и продукцию?

2. Предложите способы, позволяющие оценить чистую первичную продукцию поля кукурузы и лесного сообщества.

3. Биомасса растений в мировом океане в 500 раз меньше, чем на суше, а ЧПП лишь в три раза меньше. Чем это можно объяснить?

4. В каких случаях пирамида биомасс может быть «перевернутой», т. е. биомасса консументов оказывается больше биомассы продуцентов?

5. Почему почти все животные, выращиваемые человеком для использования в пищу,— травоядные?

6. При выращивании каких животных будут наименьшими затраты корма для получения одинаковой биомассы: кур, коров или рыб?

7. Приведите примеры пищевых сетей с участием редуцентов и без их участия.

8. Почему при вырубке леса усиливается сток, а при увеличении стока всего вдвое вынос азота увеличивается в десятки раз?

9. Какое сообщество выделяет наибольшее количество кислорода в атмосферу: пустыня, болото или тропический дождевой лес?

Глава XVIII. БИОСФЕРА И МЕСТО В НЕЙ ЧЕЛОВЕКА

§ 100. Границы и историческое развитие биосферы

Что такое биосфера. Заслуги В. И. Вернадского в развитии учения о биосфере — Взгляды В. И. Вернадского на современный этап в развитии биосферы

Что такое биосфера. Заслуги В. И. Вернадского в развитии учения о биосфере. Даже между резко различными сообществами постоянно происходит обмен живыми организмами, органическими и неорганическими веществами. Например, в озеро падают листья деревьев. Имеющие водных личинок насекомые после метаморфоза покидают озеро и становятся добычей лесных птиц. С водосборного бассейна в озеро поступают растворы биогенных элементов.

Взаимосвязанность разных сообществ, обмен между ними веществом и энергией позволяет рассматривать все живые организмы Земли и среду их обитания как одну очень протяженную и разнообразную экосистему — *биосферу*.

Термин «биосфера» ввел в 1875 г. геолог Э. Зюсс. Однако широкое распространение этот термин получил лишь после того, как на исходе 20-х годов нашего века было развито учение о биосфере как об особой оболочке нашей планеты. Создатель этого учения — отечественный естествоиспытатель В. И. Вернадский.

Согласно В. И. Вернадскому, *биосфера* — те части земных оболочек (лито-, гидро- и атмосферы), которые



Владимир Иванович Вернадский (1863—1945) — отечественный биогеохимик, кристаллограф, минералог. Создал теорию о ведущей роли живых существ в геохимических процессах. Основатель учения о биосфере, один из основоположников биогеохимии

на протяжении геологической истории подвергались влиянию живых организмов и несут следы их жизнедеятельности. (Сейчас этот термин часто используют в более узком смысле, понимая под биосферой лишь те участки, где жизнь существует ныне.) В пределах биосферы может быть выделена «пленка жизни» — узкий слой, наиболее густо заселенный организмами, на границе между атмосферой и литосферой и в верхней части водной оболочки.

Живые организмы в сумме составляют *живое вещество.* Кроме него, в составе биосферы есть *косное* (неживое) вещество, а также сложные по своей природе *биокосные тела.* В их состав входят как живые организмы, так и видоизмененное неживое вещество. К биокосным телам, по В. И. Вернадскому, относятся почвы, илы, природные воды.

Кроме присутствия живых организмов и биокосных тел важнейшая черта биосферы — наличие *биотических круговоротов вещества.* В результате способности к преобразованиям энергии и обмену веществ, а также к размножению и расселению живые организмы вызывают *биогенную миграцию атомов.* За все время существования биосферы атомы большинства элементов, входящих в ее состав, многократно прошли через тела живых организмов. Именно деятельность организмов определяет состав атмосферы, состав и структуру почв, содержание многих веществ в гидросфере. Из тел ископаемых растений и планктонных организмов сформировались залежи каменного угля и нефти.

Благодаря деятельности живых организмов формируются многие осадочные породы. Так, гигантские толщи известняков сложены из скелетов мелких планктонных водорослей — кокколитофорид и раковинок морских корненожек — фораминифер. Другие известняковые породы представляют собой ископаемые коралловые рифы. (Из таких рифов построены многие станции московского метро, например Сокольническая линия, где на отшлифованной поверхности мраморных плит видны скелеты кораллов и других обитателей рифов.) Вследствие деятельности хемоавтотрофных железобактерий и серных бактерий образованы многие месторождения серы, марганцевых и железных руд.

Итак, жизнедеятельность организмов — один из важнейших геологических факторов. Своеобразие этого фактора связано, в первую очередь, с эволюцией. В. И. Вернадский писал: «Благодаря эволюции видов, непрерывно идущей и никогда не прекращающейся, резко меняется отражение живого вещества на окру-

жающей среде... Почвы и реки девона, например, иные, чем третичного времени и нашей эпохи... Эволюция видов переходит в эволюцию биосферы».

Взгляды В. И. Вернадского на современный этап в развитии биосферы. Главная заслуга В. И. Вернадского состоит в том, что он первым обратил внимание на роль живых организмов как мощного геологического фактора. В XX в. роль геологического фактора приобрела и деятельность человека. Этой особенности современного этапа в развитии биосферы В. И. Вернадский уделял большое внимание. Он подчеркивал, что воздействие человека на остальную биосферу чрезвычайно усилилось после появления науки. В. И. Вернадский считал научную мысль геологической силой и писал о ее действии: «1. Ход научного творчества является той силой, которой человек меняет биосферу, в которой он живет. 2. Это проявление изменения биосферы есть неизбежное явление, сопутствующее росту научной мысли. 3. Это изменение биосферы происходит независимо от человеческой воли, стихийно, как природный естественный процесс. 4. Так как среда жизни есть организованная оболочка планеты — биосфера, то вхождение в нее, в ходе ее геологически длительного существования, нового фактора ее изменения — научной работы человечества — есть природный процесс перехода биосферы в новую фазу, в новое состояние — в ноосферу».

В. И. Вернадский рассматривает переход от биосферы к *ноосфере* («сфере разума») как естественный процесс, поскольку появление человека — результат эволюции биосферы, а появление науки — результат длительной эволюции человека. В то же время он уделяет в своих работах пристальное внимание социальной жизни человечества, ее влиянию на развитие науки и производства.

Еще в 20-е годы В. И. Вернадский сумел увидеть или предугадать многие тенденции, усилившиеся в наши дни. Так, он предвидел возможные последствия уничтожения видового разнообразия, увеличения масштабов земледелия. Учение Вернадского о биосфере и о месте в ней человека — пример блестящего научного обобщения.

?

1. Не заглядывая в текст параграфа, дайте свое определение биосферы. Назовите важнейшие специфические черты биосферы.

2. Приведите примеры обмена органическими и неорганическими веществами между разными сообществами.

3. В чем заключается геологическая роль живых организмов? Ответ иллюстрируйте примерами.

4. Как вы думаете, в каких местообитаниях могут существовать строгие анаэробы? Назовите известных вам анаэробов.

§ 101. Глобальные биогенные круговороты

Биогенные круговороты — Круговорот воды — Круговорот углерода — Круговорот азота

Биогенные круговороты. Кроме деятельности организмов на поверхность Земли воздействуют и другие процессы. Вследствие вулканической деятельности в атмосферу поступают заметные количества различных газов и частицы вулканического тепла. В результате тектонических процессов в зонах срединно-океанических разломов образуется новая, молодая

кора, а у окраин материков океаническая кора погружается под материковые плиты. Эти и другие процессы влияют на климат, состав горных пород, обеспечивают существование ряда сообщества (см. § 95). Особое значение для биосферы и жизни человека имеет круговорот воды, осуществляющийся благодаря энергии солнечного излучения.

Однако в перемещениях и превращениях многих элементов на поверхности Земли основную роль играют живые организмы. Это элементы, входящие в состав органических веществ: углерод, кислород, азот, фосфор, сера,— а также некоторые металлы (железо, кальций и др.). Элементы циркулируют в биосфере, проходя через тела живых организмов и вновь возвращаясь во внешнюю среду. Эти *биогенные круговороты*, или *биогеохимические циклы*, могут рассматриваться как в масштабе отдельного сообщества так и в глобальном масштабе, в пределах всей биосферы. Нередко разные этапы таких циклов протекают в различных сообществах. Биологические процессы (накопление веществ организмами, синтез и разложение органики, биологическое окисление и восстановление) в биогеохимических циклах тесно соседствуют с различными абиотическими процессами (химические реакции, идущие без участия живых организмов, атмосферная циркуляция, перенос веществ реками и океаническими течениями и т. п.). В качестве примеров биогеохимических циклов рассмотрим круговороты воды, углерода и азота.

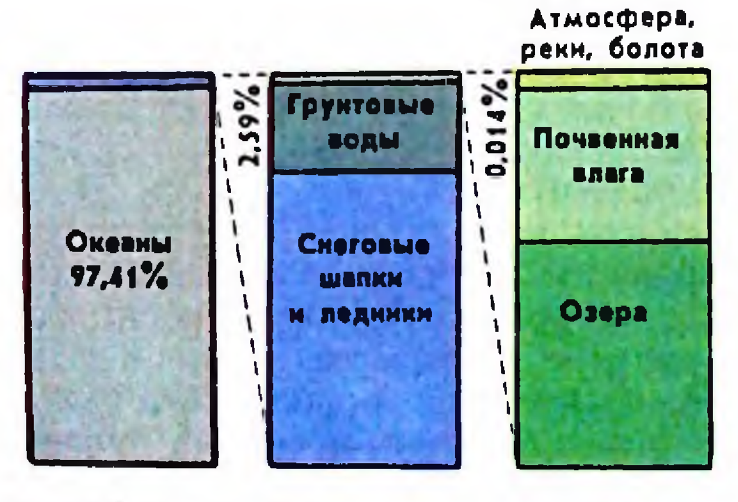


Рис. 273. Распределение воды на планете

Круговорот воды осуществляется в основном непосредственно за счет энергии Солнца, однако организмы оказывают на него важное регулирующее воздействие. Наличие круговорота основано на том, что с поверхности океанов испаряется больше воды, чем выпадает над океанами в виде осадков. «Лишняя» испарившаяся вода переносится в виде пара с атмосферными потоками, выпадает в виде осадков над сушей и поступает обратно в океаны с поверхностным речным стоком и через грунтовые воды.

Доступная для наземных организмов вода составляет ничтожную часть от ее общего количества — всего около 0,01% (рис. 273). Вода океанов могла бы покрыть весь земной шар слоем в 2700 м, вода рек и озер — в 0,4 м, вода атмосферного пара — в 3 см. Воды, содержащейся в телах живых организмов, хватило бы, чтобы покрыть Землю слоем в 1 мм.

Незначительная часть воды, проходящей через тела растений, разлагается ими в результате фотолиза на кислород, выделяемый в атмосферу, и водород, включаемый в состав органических веществ. Значительно больше воды растения расходуют на транспирацию, т. е. поглощают из почвы и испаряют в атмосферу (рис. 274).

Расчеты показывают, что большая часть воды испаряется с поверхности суши растениями. Играя роль «испарителей», растения умень-

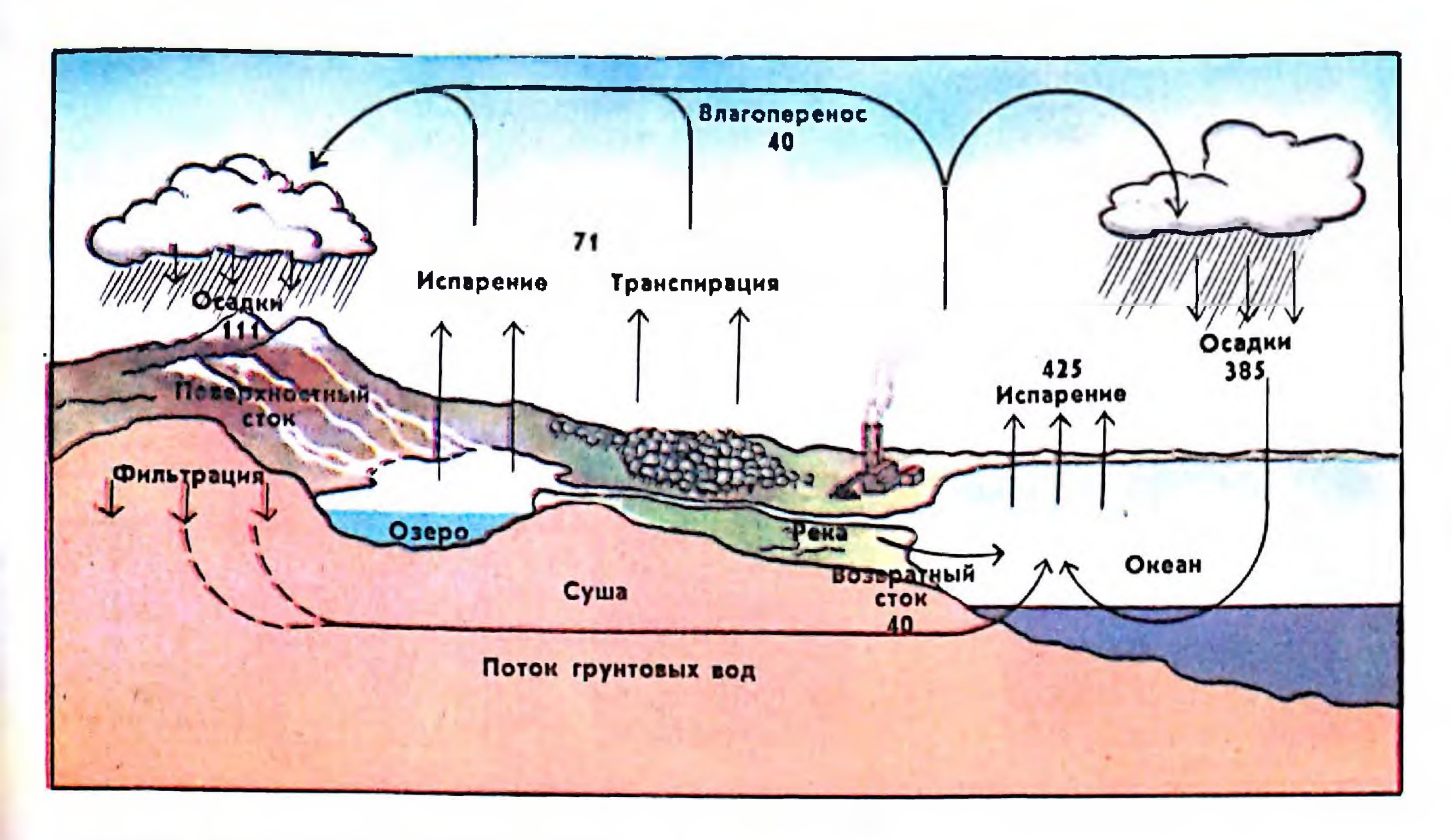


Рис. 274. Глобальный круговорот воды.

Глобальный круговорот воды имеет три основных потока: осадки, испарение и влагоперенос. Осадки (например, дождь или снег) в основном выпадают в океаны; вода возвращается в атмосферу при испарении. С суши в океан направлены поверхностный сток и поток грунтовых вод; водяной пар переносится атмосферными потоками с океана на сушу. (Цифры даны в тысячах кубических километров в год.)

шают поверхностный сток и тем самым препятствуют эрозии почвы. При вырубке леса сток воды увеличивается в несколько раз, что вызывает эрозию и снижение плодородия почвы. Кроме того, как уже отмечалось, лесная растительность может влиять на количество осадков в данной местности.

Хотя представление о тропических влажных лесах как о «легких планеты» неправильно, их роль в жизни биосферы трудно переоценить. В частности, эти леса играют роль гигантской «водяной губки»: задерживая и испаряя воду, они тем самым смягчают климат экваториальных районов материков. Сокращение площади экваториальных лесов может привести к изменениям климата и к катастрофическим засухам в прилегающих районах.

Круговорот углерода. Круговорот углерода гораздо в большей степени, чем круговорот воды, зависит от деятельности живых организмов. Двуокись углерода (CO_2), в форме которой углерод содержится в атмосфере, ассимилируется наземными растениями в ходе фотосинтеза и включается в состав органических веществ. В процессе дыхания растений, животных и микроорганизмов углерод, содержащийся в органике, вновь переходит в атмосферу в виде CO_2. Эти два процесса практически полностью уравновешены: лишь около 1% углерода, усвоенного растениями, откладывается в виде торфа, избегая разложения бактериями и удаляясь

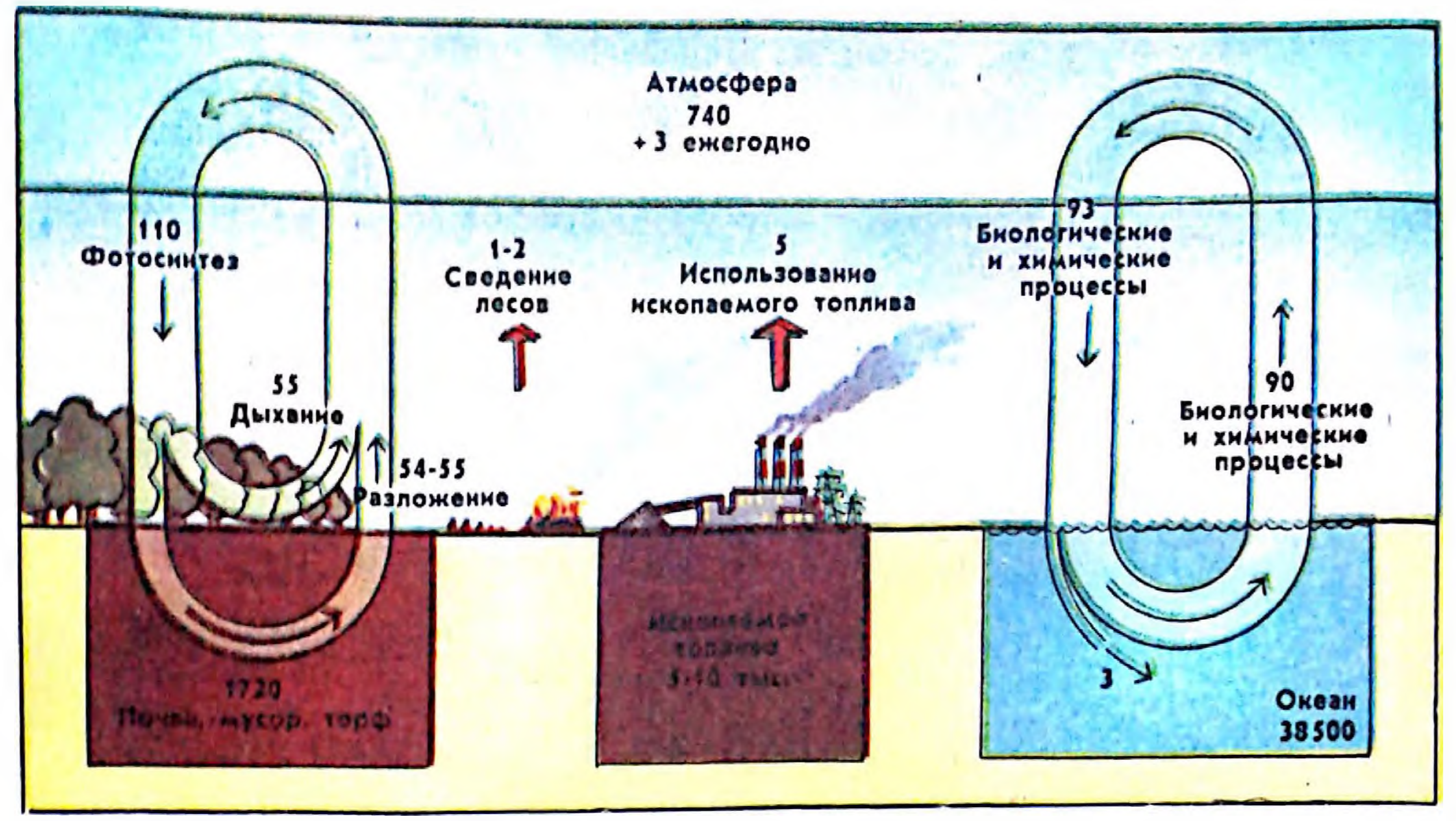


Рис. 275. Круговорот углерода.

Показан обмен углерода между атмосферой и различными «резервуарами» на Земле. (*Цифры* — приход или уход углерода либо его запас в «резервуаре» в миллиардах тонн (в форме диоксида). В естественных циклах из атмосферы удаляется ровно столько диоксида углерода, сколько в нее поступает, однако человеческая деятельность приводит к тому, что содержание углерода в атмосфере ежегодно повышается

из круговорота. Всего за 7—8 лет живые организмы пропускают через свои тела весь углерод, содержащийся в атмосфере. Гораздо большее количество углерода, чем в атмосфере, содержится в растворенном виде в морях и океанах (в виде CO_2, угольной кислоты H_2CO_3 и ее ионов). Этот углерод также доступен для использования живыми организмами и расходуется как в процессе фотосинтеза, так и на образование скелетов, состоящих из углекислого кальция. За счет различных биологических и химических процессов между океанами и атмосферой происходит интенсивный обмен углеродом, причем заметное количество углерода (3 млрд. т) ежегодно удаляется из круговорота, осаждаясь в виде малорастворимых карбонатов (солей угольной кислоты) в океанах (рис. 275).

За счет отложений торфа и карбоната кальция из атмосферы ежегодно удаляется на 3—4 млрд. т больше углерода, чем поступает в нее.

В последнее время возросло поступление в атмосферу углерода вследствие деятельности человека. Ежегодно в атмосферу поступает около 5 млрд. т углерода при сжигании ископаемого топлива и 1—2 млрд. т — за счет сведения лесов. В результате ежегодно содержание углерода в атмосфере увеличивается на 3 млрд. т. Это может привести к серьезным последствиям для биосферы.

Краткосрочные изменения содержания CO_2 в атмосфере практически полностью определяются деятельностью живых организмов и зависят от

потоков углерода между такими его фондами, как атмосфера, растворенный углерод океанов, живое и мертвое органическое вещество, ископаемое топливо (уголь, нефть и газ). Однако содержание углерода в этих фондах составляет лишь ничтожную часть от его общего количества на Земле (рис. 276).

Львиная доля углерода содержится в осадочных горных породах — сланцах (в виде ископаемых растительных остатков — керогена) и карбонатных породах (в виде углекислого кальция и углекислого магния). Циркуляция углерода между этими основными фондами и атмосферой зависит от геохимических процессов выветривания, метаморфизма горных пород и вулканической деятельности.

Итак, биологический цикл углерода — лишь часть более общего геохимического цикла. В основном от деятельности живых организмов и от хозяйственной деятельности человека зависят колебания уровня CO_2 в атмосфере, имеющие период от сотен до десятков тысяч лет. Более медленные, но не менее важные изменения, длящиеся миллионы лет, зависят от скорости выветривания горных пород и от тектонических процессов.

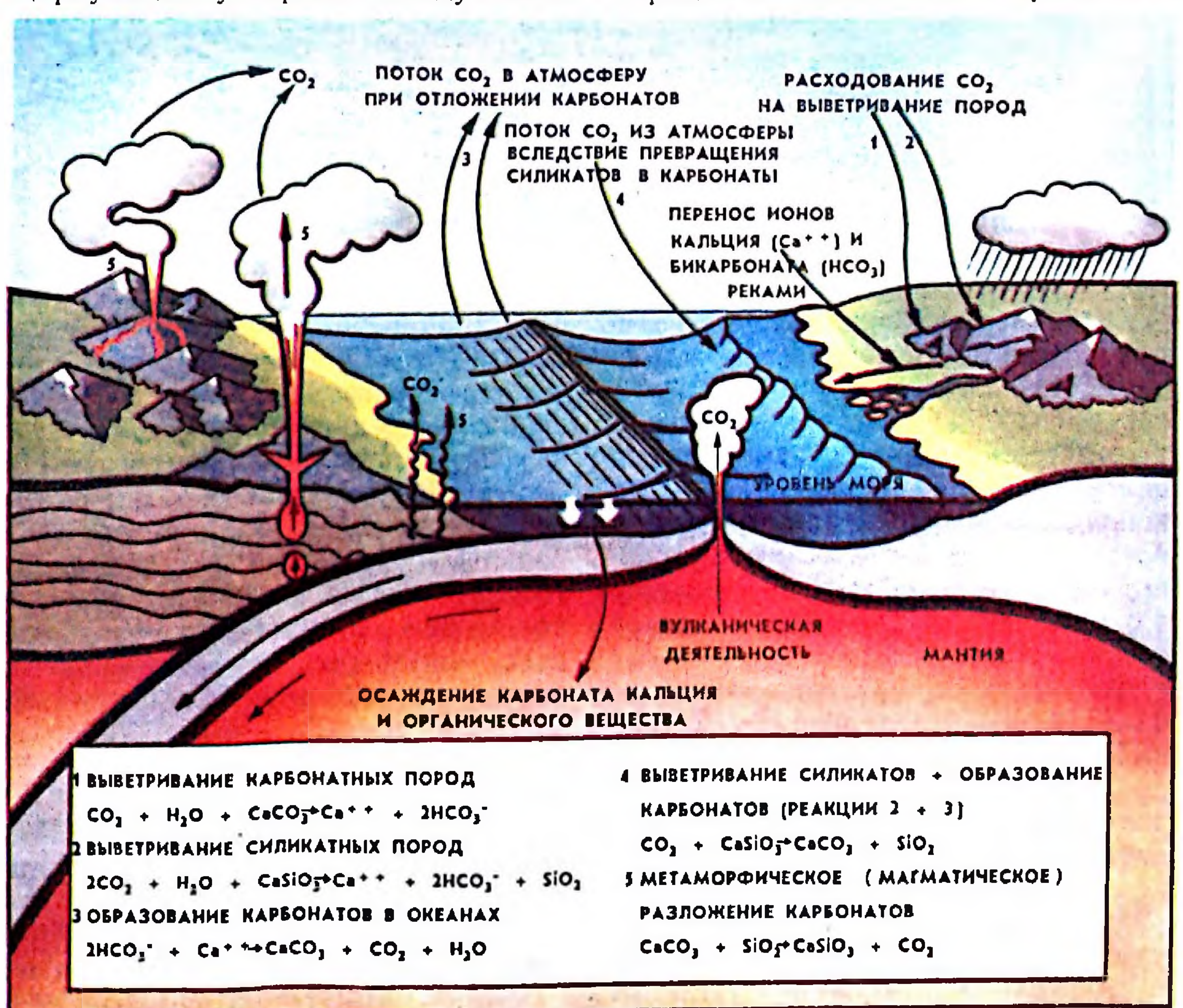


Рис. 276. Образование и расходование углерода

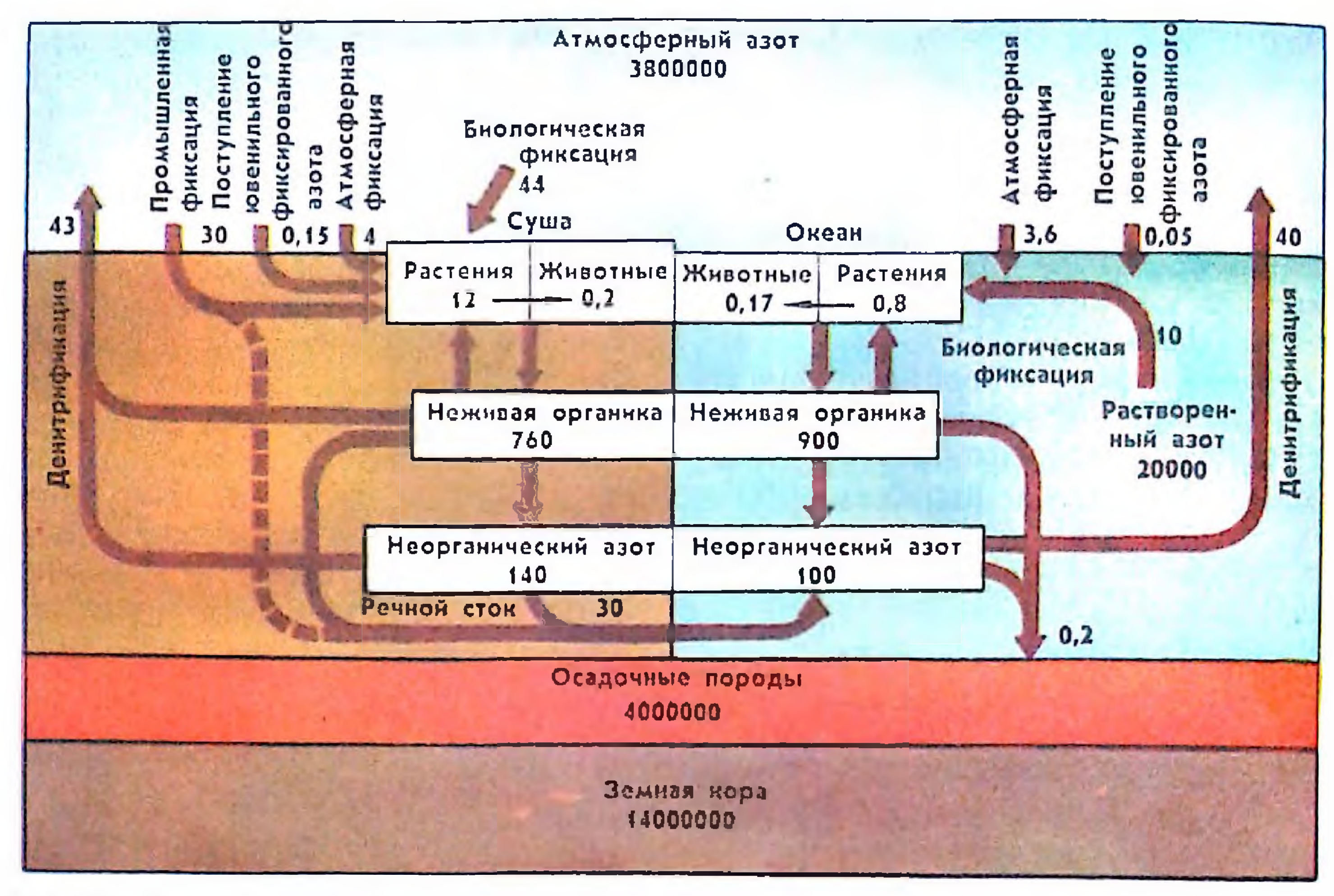


Рис. 277. Биогеохимический круговорот азота

Круговорот азота. Этот круговорот во многом своеобразен. В атмосфере содержится огромный запас азота (азот составляет 80% массы атмосферы). Однако атмосферный азот в форме N_2 не может быть использован большинством живых организмов. В биотический круговорот азот атмосферы вовлекается в основном благодаря биологической фиксации, а в последнее время в результате промышленной фиксации — производства азотных удобрений человеком (рис. 277). В атмосферу азот возвращается вследствие денитрификации, которая осуществляется как при участии бактерий, так и в ходе химических реакций без участия организмов. Другие этапы круговорота также во многом зависят от деятельности бактерий, которые переводят азот из одних форм в другие (см. с. 453, рис. 271). Важнейший из этапов — разложение трупов растений и животных, в результате которого восполняется фонд неорганических соединений азота, доступных для использования растениями.

Круговорот азота в большинстве сообществ замкнутый, лишь небольшие количества этого элемента выносятся из наземных сообществ со стоком. Однако в масштабах всей биосферы реки выносят в океан около 30 млн. т азота в год.

? 1. Каким образом живые организмы влияют на глобальный круговорот воды?

2. Чем отличается круговорот воды от круговорота углерода? круговорот углерода от круговорота азота?

3. Каково влияние человеческой деятельности на круговорот углерода?

4. Какие этапы круговорота азота могут осуществляться без участия живых организмов, а какие — нет?

§ 102. Основные экологические проблемы современности

История взаимоотношений человека и биосферы — Рост народонаселения — Изменение состава атмосферы и климата — Загрязнение природных вод — Истощение и загрязнение почвы — Сокращение природного разнообразия

История взаимоотношений человека и биосферы. Человечество — часть биосферы, продукт ее эволюции. Однако взаимоотношения человека и природных сообществ никогда не были безоблачными. Так, охотничья деятельность древнего человека, видимо, ускорила вымирание многих крупных травоядных. Поджигание растительности в охотничьих целях могло приводить к опустыниванию. Однако воздействие племен охотников и собирателей на сообщества обычно не было значительным. Человек начал менять и разрушать целые сообщества с переходом к скотоводству и земледелию.

Когда при росте человеческой популяции численность домашних копытных превышает емкость среды, потребляемая ими степная растительность уже не успевает возобновляться, и степь или саванна сменяются полупустыней. Именно из-за такого воздействия скотоводства произошло увеличение площади Сахары и соседней полупустынной зоны — Сахеля.

В ходе развития земледелия избыточное орошение часто приводило к засолению почв, неправильная распашка — к потере плодородного слоя, который уносится водой или ветром. Подсечно-огневое земледелие, при котором участок леса выжигают, снимают несколько урожаев и забрасывают, привело в ряде районов к замене лесов саваннами.

Таким образом, уже в древности человек вызывал массовые вымирания, нарушение сукцессионных рядов, замены одного сообщества другим. Однако эти нарушения среды не оказывали существенного влияния на биосферу в целом.

За последние сто лет произошли два важнейших сдвига. Во-первых, резко увеличилась численность населения Земли. Во-вторых, еще более резко выросло промышленное производство, производство энергии и продуктов сельского хозяйства. В результате потоки вещества и энергии, вызываемые деятельностью человека, стали составлять заметную долю от общей величины биогенного круговорота. Впервые человечество стало оказывать заметное воздействие на функционирование всей биосферы.

Если не будут приняты срочные меры, в ближайшие десятилетия можно ожидать нарушения и гибели многих сообществ, ухудшения среды обитания в целом.

Рост народонаселения. Сейчас на Земле живет 5,5 млрд. человек. В XX в. темп роста насления резко увеличился: за последние 40 лет человечество выросло более чем вдвое. По разным оценкам, к 2025 г. на Земле будет от 7,6 до 9,4 млрд. человек. Основная доля прироста населения приходится и будет приходиться в будущем на развивающиеся страны.

Рост народонаселения требует увеличения производства продуктов питания, создания новых рабочих мест и расширения промышленного производства. Все это усиливает разрушающие воздействия на среду, что в свою очередь может приводить к снижению темпов экономического развития.

Изменение состава атмосферы и климата. Одно из наиболее разрушительных воздействий деятельности человека на сообщества — выделение загрязнителей. *Загрязнитель* — любое вещество, попадающее в атмосферу, почву или природные воды и нарушающее идущие там биологические (иногда и физические или химические) процессы. Загрязнителями можно также считать радиоактивное излучение и тепло. Загрязнение среды — одна из самых острых экологических проблем.

В атмосферу вследствие деятельности человека поступают углекислый газ CO_2 и угарный газ CO, диоксид серы SO_2, метан CH_4, оксиды азота NO_2, NO и N_2O. Основные источники их поступления — сжигание ископаемого топлива, выжигание лесов и выбросы промышленных предприятий. При использовании аэрозолей в атмосферу поступают хлорфторуглероды, в результате работы транспорта — углеводороды (бензпирен и др.).

За счет газов антропогенного происхождения образуются кислотные осадки и смог. Кислотные осадки — серная и азотная кислоты, образующиеся при растворении в воде диоксидов серы и азота и выпадающие на поверхность Земли вместе с дождем, туманом, снегом или пылью. Попадая в озера, кислотные осадки могут вызвать гибель рыб и даже всего животного населения. Они также вызывают повреждения листвы, а иногда и гибель растений, ускоряют коррозию металлов и разрушение зданий. Кислотные дожди наблюдаются в основном в районах с развитой промышленностью: капельки воды быстро удаляются из атмосферы. Однако они все же распространяются на сотни километров от производящих выбросы промышленных предприятий и теплостанций.

Смог — результат сложных химических реакций смеси газов (главным образом окислов азота и углеводородов, содержащихся в выхлопных газах автомобилей), протекающих в нижних слоях атмосферы под действием солнечного света. В результате образуются различные вещества, снижающие видимость и крайне вредные для живых организмов. Один из основных вредных компонентов смога — озон (O_3). При образовании смога в крупных городах его естественная концентрация (1×10^{-8}) повышается в 10 раз и более. При этом озон начинает оказывать вредное воздействие на легкие и слизистые оболочки человека и на растительность.

С антропогенными изменениями состава атмосферы связано разрушение озонового слоя. Озон играет главную роль в поглощении губительного для живых организмов коротковолнового ультрафиолетового излучения. Главные «виновники» разрушения озонового экрана — хлорфторуглероды $CFCl_3$ и CF_2Cl_2, используемые в холодильной промышленности и при производстве аэрозолей. Они разлагаются в стратосфере с выделением атомов хлора, которые катализируют превращение озона в кислород. В нижних слоях атмосферы хлорфторуглероды сохраняются в течение десятилетий. Отсюда они поступают в стратосферу, где в настоящее время их содержание ежегодно увеличивается на 5%.

Очень быстрыми темпами растет содержание в атмосфере метана и углекислого газа. Эти газы обусловливают так называемый «парниковый эффект». Они пропускают солнечный свет, но частично задерживают тепловое излучение, испуска-

емое поверхностью Земли. За последние 100 лет концентрация в атмосфере углекислого газа выросла на 25%, а метана — на 100%. Это сопровождалось глобальным повышением температуры примерно на 0,5° С. В ближайшие годы выбросы в атмосферу метана и углекислого газа будут расти. Большинство ученых считают, что из-за парникового эффекта в ближайшие 50 лет средняя температура на Земле может вырасти на 2–5° С. Это потепление может привести к повышению на 0,5—1,5 м уровня мирового океана, причем окажутся затопленными многие густонаселенные прибрежные районы. Общее количество осадков увеличится, однако в центральных районах материков климат может стать более засушливым. Уже сейчас в Африке и Северной Америке участились катастрофические засухи, возможно, связанные с глобальным потеплением.

На примере загрязнения атмосферы видно, что даже слабые воздействия могут приводить к крупным неблагоприятным последствиям для природных систем.

Загрязнение природных вод. В настоящее время водным ресурсам грозят истощение и порча. Человечество почти полностью зависит от поверхностных вод суши — рек и озер. Эта ничтожная часть водных ресурсов подвергается наиболее интенсивному воздействию. Вода рек и озер покрывает потребности человечества в питьевой воде, используется на орошение в сельском хозяйстве (на это уходит 73% всей пресной воды), используется в промышленности, служит для охлаждения атомных и тепловых электростанций. Потребление воды постоянно растет, и одна из опасностей — исчерпание ее запасов. Так, забор воды на орошение из рек Средней Азии привел к обмелению Аральского моря, которое фактически перестало существовать. Соль со дна высохшего моря разносится ветром на сотни километров, вызывая засоление почв.

Не менее грозное явление — загрязнение пресных водоемов. Ядовитые загрязнители нередко вызывают гибель водных организмов и делают воду опасной для здоровья людей. Среди основных загрязнителей пресных водоемов — соли тяжелых металлов (ртути, свинца, цинка, меди и др.). Они накапливаются в иле на дне водоемов и в тканях организмов, составляющих пищевые цепи. При попадании в организм человека соли тяжелых металлов вызывают тяжелейшие отравления.

С полей в водоемы попадает органика, минеральные удобрения, применяемые в сельском хозяйстве ядохимикаты. При разложении органики затрачивается кислород, его содержание в воде снижается, и многие животные гибнут. Минеральные удобрения вызывают бурное развитие водорослей, часто приводящее к ухудшению качества воды и исчезновению наиболее ценных видов рыб. Многие ядохимикаты весьма устойчивы и накапливаются в тканях организмов; в организмах каждого следующего трофического уровня их содержание в несколько раз повышается.

Морские воды тоже подвергаются загрязнению. С реками и со стоками прибрежных промышленных предприятий в моря ежегодно выносятся миллионы тонн химических отходов. Из-за аварий танкеров и нефтедобывающих установок в океан попадает 5 млн. т нефти в год. Нефть испаряется с поверхности воды и разлагается бактериями, но до этого успевает погубить многие виды водных животных, а также морских птиц.

Загрязняются и грунтовые воды. В них просачиваются минеральные удобрения и вещества со свалок химических отходов.

Истощение и загрязнение почвы. Почва — еще один ресурс, подвергающийся чрезмерной эксплуатации и загрязнению. Основная причина сокращения площади плодородных почв — несовершенство сельского хозяйства. Распаханный плодородный слой часто смывается осадками или реками (водная эрозия) или развеивается ветром (ветровая эрозия). Распашка обширных степных площадей в США и нашей стране стала причиной пыльных бурь и гибели миллионов гектаров плодороднейших земель. Избыточное орошение, особенно в условиях жаркого климата, может вызывать засоление почв. Это также одна из основных причин их выпадения из сельскохозяйственного оборота.

В основном на почвы воздействует опасное радиоактивное загрязнение. Долгоживущие радиоктивные элементы сохраняются в экосистемах сотни лет. Они накапливаются в организмах животных и растений, вызывая различные заболевания.

Сокращение природного разнообразия. Чрезмерная эксплуатация, загрязнение, а иногда и просто варварское уничтожение природных сообществ приводит к резкому снижению разнообразия живого. Мы являемся свидетелями вымирания, которое может стать крупнейшим в истории жизни на Земле.

За последние 300 лет с лица Земли исчезло больше видов птиц и млекопитающих, чем за предшествующие 10 000 лет. Вымирание крупных животных драматично, и они подлежат охране. Однако главный ущерб разнообразию состоит не в их гибели. В нашем столетии в связи с расчисткой новых площадей для сельскохозяйственного производства, развитием промышленности и загрязнением среды площади многих природных экосистем стремительно сокращаются или оказываются нарушенными. При этом вымирают десятки и сотни тысяч видов животных и растений, большинство из которых так никогда и не будут описаны наукой. Особенно ускорился этот процесс в связи с уничтожением тропических лесов. Их площадь за последние 200 лет сократилась почти вдвое и продолжает уменьшаться на 1% ежегодно. Из-за этого каждый год с лица Земли безвозвратно исчезает несколько десятков тысяч видов. Они больше никогда не появятся и никогда не станут известны человеку. Почти полностью исчезли степи в Евразии и прерии в США. Интенсивно разрушаются сообщества тундры. Во многих районах под угрозой коралловые рифы и другие морские сообщества.

В нарушенных, обедненных из-за воздействия человека сообществах, на наших глазах уже возникают новые виды с непредсказуемыми свойствами, и этот процесс будет лавинообразно нарастать. При внедрении этих видов в «старые» сообщества может произойти их разрушение — экологический кризис.

? 1. Не заглядывая в текст параграфа, дайте определение, что такое загрязнитель. Может ли вода быть загрязнителем?

2. Приведите примеры, когда ничтожные концентрации загрязнителей приводят к крупным неблагоприятным последствиям.

3. Приведите известные вам примеры истощения водных ресурсов.

4. При длительном применении ядохимикатов типа ДДТ особенно сильно пострадали рыбоядные птицы. С чем, по-вашему, это связано?

§ 103. Пути решения экологических проблем

Общая цель — достижение сбалансированного развития — Необходимость регулирования рождаемости — Стратегия развития промышленности и энергетики и борьба с загрязнениями — Стратегия развития сельского хозяйства — Сохранение природных сообществ

Общая цель — достижение сбалансированного развития. Путь к решению современных экологических проблем — это достижение сбалансированного развития человечества. Сбалансированное развитие Международная комиссия по охране окружающей среды и развитию ООН характеризует как путь социального, экономического и политического прогресса, позволяющий удовлетворить нужды настоящего, не подрывая способности будущих поколений удовлетворить их нужды. Иными словами, человечество должно научиться «жить по средствам», т. е. использовать природные ресурсы, не подрывая их; вкладывать деньги в «страховку» — финансировать программы, направленные на предотвращение катастрофических последствий собственной деятельности. Среди важнейших таких программ — сдерживание роста населения; развитие новых промышленных технологий, позволяющих избежать загрязнения, и поиски новых, «чистых» источников энергии; увеличение производства продовольствия при сохранении прежних посевных площадей.

Необходимость регулирования рождаемости. Нынешние темпы роста населения не могут сохраняться долго. Вероятно, ко второй половине XXI в. население Земли стабилизируется на уровне около 10 млрд. человек. Этот прогноз основывается на предположении, что рождаемость в развивающихся странах снизится.

Известный биолог, профессор Н. Н. Воронцов пишет: «У всех живых организмов существуют пределы роста, и человеческая популяция не исключение. Никакое сколько-нибудь реальное улучшение жизни человечества невозможно, если все усилия будут уходить только на то, чтобы прокормить быстро увеличивающееся население Земли».

Сейчас практически во всем мире признается необходимость регулировать рождаемость. В большинстве развивающихся стран существуют правительственные программы по контролю за рождаемостью. Проблема заключается в том, что рождаемость снижается параллельно с ростом уровня благосостояния, а при нынешнем быстром темпе роста населения благосостояние можно поднять лишь при очень высоких темпах экономического развития. При этом нагрузка на окружающую среду может превысить допустимый уровень. Снижение рождаемости — единственный приемлемый способ вырваться из этого порочного круга.

Стратегия развития промышленности и энергетики и борьба с загрязнениями. Стратегическое направление развития промышленности — переход на новые вещества и технологии, позволяющие уменьшить выбросы загрязнителей. Общее правило заключается в том, что предотвратить загрязнение легче, чем ликвидировать его последствия. Для этого в промышленности применяются системы очистки сточных вод и газоулавливающие установки, на выхлопных трубах автомобилей устанавливаются специальные фильтры. Уменьшению загрязнения среды спо-

собствует переход на новые, более «чистые» источники энергии. Например, сжигание на теплоэлектростанциях природного газа вместо угля позволяет резко снизить выбросы диоксида серы.

Для осуществления этих мер на развитие новых технологий требуется направлять значительные денежные средства. Этому способствует принятие специальных законов, требующих уменьшать загрязнение. Один из наиболее строгих законов об охране атмосферы, принятый в США, позволил существенно уменьшить выбросы промышленных предприятий и загрязнение воздуха в городах. Усовершенствование системы очистки стоков привело к постепенному очищению сильно загрязненных, безжизненных водоемов в Европе.

Во многих случаях загрязнение атмосферы и водоемов затрагивает интересы нескольких или даже всех стран. Для уменьшения его последствий необходимо международное сотрудничество. Пример успеха такого сотрудничества — соглашение о снижении производства хлорфторуглеродов, в котором участвуют большинство государств мира, в том числе и СНГ.

Стратегия развития сельского хозяйства. В настоящее время объем мировой сельскохозяйственной продукции растет быстрее, чем население. Однако этот рост сопровождается существенными издержками: сведением лесов для расширения посевных площадей, засолением и эрозией почв, загрязнением среды удобрениями и ядохимикатами.

Стратегическое направление в развитии сельского хозяйства — повышение урожайности, что позволит обеспечить растущее население продовольствием при сохранении прежних посевных площадей. Путей повышения урожайности несколько. Это, например, расширение орошения. При недостатке водных ресурсов необходимо внедрять капельное орошение, при котором вода не расходуется зря, а подается прямо к корням растений по трубам. Другой путь — выведение новых сортов растений. Именно получение новых сортов зерновых, более продуктивных и устойчивых к болезням, дало в последние десятилетия основной прирост сельскохозяйственной продукции (этот успех селекционеров был назван «зеленой революцией»).

Урожайность повышается при правильных севооборотах, а также при переходе от монокультуры (выращивания одного вида) к смешанному культивированию (например, совместному выращиванию зерновых и бобовых). Наконец, важный путь увеличения урожайности — создание интегрированной системы защиты растений, которая наряду с химическими методами борьбы с вредителями включает правильные севообороты, приемы обработки почвы, различные биологические методы борьбы.

Видимо, в XXI в. сохранится сельское хозяйство современного типа. Нынешние тенденции в его развитии позволяют надеяться, что растущее население Земли будет обеспечено продовольствием.

Сохранение природных сообществ. Сохранение природного разнообразия — основа благосостояния человечества в будущем. Разнообразие природных сообществ обеспечивает устойчивость в функционировании биосферы. В настоящее время человек использует в материальном производстве ничтожный процент видов. В будущем, несомненно, могут быть использованы полезные свойства гораздо большего числа видов, если они к тому времени сохранятся.

Сохранение природных сообществ важно не только для материального благополучия, но и просто для полноценного существования человека.

В настоящее время ясно, что для сохранения видового разнообразия необходимо сохранить ненарушенные участки природных сообществ. Эти участки должны быть значительными по площади, так как иначе на небольших заповедных «островках» многим видам грозит вымирание. На этом пути достигнуты значительные успехи: создана сеть *биосферных заповедников*, в том числе в СНГ, где представлены основные сообщества. На их территории запрещена всякая хозяйственная деятельность, а вокруг созданы специальные охранные зоны. При сравнении с другими сообществами эти заповедники служат как бы эталонами, позволяющими выявить «отклонения от нормы».

Сохранение природных сообществ связано с экономическими и социальными проблемами. Так, за счет уничтожения тропических лесов кормится растущее население развивающихся стран. Чтобы замедлилось сокращение площади лесов, этим странам необходимо оказывать экономическую помощь.

Решение важнейших экологических проблем зависит не только от ученых, но и от политиков, производителей продукции, от разумного поведения всего общества. Роль экологии — помочь осознать, чем грозит пренебрежение этими проблемами, и, изучая природные сообщества, найти пути их сохранения. Есть надежда, что экологические задачи осуществимы.

? 1. Как вы думаете, почему темп роста населения особенно сильно возрос в XX в. ?

2. Вспомните материал экономической географии. В каких районах СНГ и мира выпадают кислотные осадки?

3. Оцените возможные вредные последствия эксплуатации гидроэлектростанций, тепловых и атомных электростанций. С помощью каких мер можно уменьшить их вредное влияние?

4. Почему повышение урожайности предпочтительнее, чем расширение посевных площадей?

5. Каковы вредные последствия расширения сельскохозяйственного производства? С помощью каких мер можно их уменьшить?

6. Какие виды крупных животных и какие сообщества в нашей стране и в мире находятся под угрозой? Какие меры можно предложить для их сохранения?

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И ЯВЛЕНИЙ

Биология — главным образом экспериментальная наука. Основные теоретические построения и законы в биологии до последнего времени базировались преимущественно на наблюдениях за природой и экспериментальных исследованиях. Именно поэтому биология еще не стала наукой с математическим «фундаментом», подобно физике. Однако в последнее время математические методы стали гораздо шире проникать практически во все разделы биологии: молекулярную биологию, генетику, теорию эволюции, экологию. Одна из основных предпосылок этого — широкое распространение компьютеров и возможность осуществлять на их основе математическое моделирование различных биологических явлений и процессов.

В настоящем материале, который

является в учебнике завершающим, мы проиллюстрируем возможности использования компьютеров в биологии.

Каждая тема построена по стандартной схеме: вначале дается краткая формулировка той или иной биологической проблемы (из числа рассмотренных в предыдущих главах); затем описывается математическая модель или метод, на основе которых может быть решена указанная проблема (их понимание не требует знаний математики, выходящих за границы школьной программы); далее следует краткое описание принципов работы программы, на основе которой описанный выше метод или модель реализуется.

Все программы написаны на алгоритмическом языке BASIC, наиболее распространенном в курсах школьной информатики и имеющемся на всех типах компьютеров.

Приведены примеры решения биологических задач на основе компьютерных программ.

Предложенные программы ориентированы на персональный компьютер типа IBM — PC, однако они без труда могут быть перенесены на любой компьютер, снабженный языком BASIC, так как такой перенос потребует изменить только блоки программ, связанные с процедурами вывода данных. В настоящем варианте программ процедуры вывода данных ориентированы на развитые графические средства персональных компьютеров IBM — PC и их аналогов. На тех компьютерах, которые не имеют развитых графических средств, необходимо заменить процедуры графического вывода результатов моделирования процедурами их табличного вывода. В этом случае графики могут быть построены школьником «вручную».

Для того чтобы при необходимости была возможна адаптация представленных программ на другие типы компьютеров, их тексты в брошюре снабжены комментариями, позволяющими при желании вносить в эти программы необходимые модификации.

Использование ЭВМ в молекулярной биологии и генетике

В течение последнего десятилетия молекулярная биология и генетика бурно развиваются, что обусловлено появлением эффективных методов расшифровки полинуклеотидных последовательностей, т. е. определения порядка нуклеотидов в первичной структуре молекул ДНК и РНК.

В настоящее время полностью расшифрованы геномы ряда вирусов и фагов, расшифровано около половины генома кишечной палочки E. coli, имеющего длину более 1 млн. нуклеотидов. Начаты исследования по полной расшифровке генома человека, имеющего размер около 3 млрд. нуклеотидов. Результаты расшифровки полинуклеотидных последовательностей хранятся в банках данных на ЭВМ. Необходимость создания банков данных обусловлена огромными массивами информации, для хранения и анализа которых требуются ЭВМ. Действительно, только для хранения информации о первичной структуре генома E. coli требуется несколько книг толщиной по 1000 страниц каждая. Для того же, чтобы хранить запись о расшифрованном геноме человека, понадобится целая библиотека, содержащая примерно 3000 таких томов.

Следует подчеркнуть, что расшифровка полинуклеотидных последовательностей различных участков геномов сама по себе дает мало информации об их структурно-функциональной роли в этих геномах. Как правило, для ответа на этот вопрос применяется компьютерный анализ расшифрованных полинуклеотидных последовательностей. Одна из важных задач — поиск функциональных сайтов в молекулах ДНК и РНК.

Функциональными сайтами называют определенные участки ДНК и РНК, участвующие в регуляции функции геномов и клеток. Функциональные сайты опознаются специфичными к ним белковыми молекулами, в результате чего происходит инициация определенных молекулярно-генетических процессов, таких, как репликация, транскрипция, сплайсинг, трансляция, различные типы перестроек ДНК и т. д.

Как правило, для функциональных сайтов характерны специфичные нуклеотидные последовательности. Рассмотрим такой важный тип функциональных сайтов, как рестрикционные сайты. Эти сайты представляют из себя короткие участки ДНК, которые опознаются особыми ферментами — *рестриктазами*. В результате такого взаимодействия происходит разрезание молекулы ДНК с образованием так называемых «липких» концов — однонитевых фрагментов ДНК, о которых говорилось в § 17.

В настоящее время известны сотни рестриктаз и соответствующих рестрикционных сайтов. В таблице 1 даны примеры ряда рестриктаз с указанием их названий, соответствующих рестрикционных сайтов и приведены примеры разрезания ряда таких сайтов с получением «липких» концов. Например, рестриктаза HIND III опознает участок двухнитевой ДНК AAGCTT / TTCGAA и производит разрез, приводящий к образованию следующих «липких» концов:

A / TTCGA и AGCTT / A

Наличие указанных «липких» концов, возникающих при действии рестриктаз, используется в генной инженерии при объединении фрагментов ДНК (см. § 4).

Характерная особенность рестрикционных сайтов — наличие симметрии. Это видно из того, что последовательность нуклеотидов в верхней цепи рестрикционного сайта (при чтении слева направо) совпадает с последовательностью нуклеотидов в нижней цепи (при чтении справа налево) (см. табл. на с. 472).

Знание локализации рестрикционных сайтов исключительно важно для генно-инженерных исследований. С учетом того, что в настоящее время известны сотни различных типов рестрикционных сайтов, возникает проблема их поиска в молекулах ДНК. Она особенно сложна для длинных молекул ДНК, содержащих тысячи нуклеотидов. Эта задача может решаться на основе программы GEN, описанной ниже (автор программы В. В. Соловьев). Эта программа, помимо основного режима работы, связанного с поиском функциональных сайтов, имеет еще один, дополнительный — режим трансляции, связанный с перекодированием из полинуклеотидной в аминокислотную последовательность в соответствии с таблицей генетического кода.

Программа начинает работу с запроса:

ВВЕДИТЕ ИМЯ ФАЙЛА С АНАЛИЗИРУЕМОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬЮ?

Таблица 1.

Примеры рестрикционных сайтов

Обозначение	Последовательность сайта	Примеры разрезания сайтов
ECOR I	GATTC CTTAAG GGATTC CCTAAG	G +AATTC CTTAA G
HIND III	AAGCTT TTCGAA	A +AGCTT TTCGA A
PST I	CTGCAG GACGTC	CTGCA + G G ACGTC
SAL I	GTCGAC CAGCTG	
SMA	CCCGGG GGGCCC	
HAE III	GGCC CCGG	
ALU I	AGCT TCGA	
FNUD II	CGCG GCGC	
HHA I	GCGC CGCG	

В ответ на запрос школьник должен задать имя файла, в котором записана последовательность. В первых строках такого файла записывается имя нуклеотидной последовательности, в последующих строках — нуклеотидная последовательность ДНК, введенная малыми латинскими буквами.

На рисунке 1 приведен пример файла с записью нуклеотидной последовательности фрагмента плазмиды PBR 322, которая является одним из основных «векторов» в задачах генетической инженерии (т. е. используется для встраивания в нее различных фрагментов чужеродной ДНК). Эта последовательность имеет длину 300 нуклеотидов.

Далее необходимо выбрать режим работы. При его задании программа выдает запрос:

ПОИСК САЙТОВ (ВВЕДИТЕ 1) ИЛИ ТРАНСЛЯЦИЯ (ВВЕДИТЕ 2)?

Выбор режима поиска сайтов осуществляется вводом 1, а выбор режима трансляции — вводом 2. Школьник выбирает режим поиска сайтов (рис. 2).

Далее программа выдает запрос:
ВВЕДИТЕ ИСКОМЫЙ САЙТ?

В ответ вводится полинуклеотидная последовательность сайта, в данном случае последовательность aagctt, которая соответствует верхней нити рестрикционного сайта HIND III, указывается длина этого сайта (в данном случае — 6 нуклеотидов).

После этого программа начинает работать и ищет все участки полинуклеотидной последовательности, имеющие полное совпадение с заданным сайтом, определяет их локализацию, выводит положение этих участков на экран. В рассматриваемом примере программа нашла в последовательности фрагмента плазмиды PBB 322 только один такой сайт для рестриктазы HIND III, левая граница которого расположена в позиции 29 последовательности плазмиды PBR 322.

Таким же образом могут выявляться и другие типы функциональных сайтов в ДНК.

Рассмотрим пример применения программы GEN для решения задачи, часто встречающейся в генной инже-

```
Нуклеотидная последовательность фрагмента 1-300 пар
нуклеотидов (п.н.)  плазмиды PBR322

ttctcatgtttgacagcttatcatcgataagctttaatgcggtagtttat

cacagttaaattgctaacgcagtcaggcaccgtgtatgaaatctaacaat

gcgctcatcgtcatcctcggcaccgtcaccctggatgctgtaggcatagg

cttggttatgccggtactgccgggcctcttgcgggatatcgtccattccg

acagcatcgccagtcactatggcgtgctgctagcgctatatgcgttgatg

caatttctatgcgcacccgttctcggagcactgtccgaccgctttggccg
```

Рис. 1. Файл с записью нуклеотидной последовательности фрагмента плазмиды PBR322

```
Введите имя файла с последовательностью - GEN1

Нуклеотидная последовательность фрагмента 1-300 п.н.
плазмиды PBR322

  1 ttctcatgtttgacagcttatcatcgataagctttaatgcggtagtttat

 51 cacagttaaattgctaacgcagtcaggcaccgtgtatgaaatctaacaat

101 gcgctcatcgtcatcctcggcaccgtcaccctggatgctgtaggcatagg

151 cttggttatgccggtactgccgggcctcttgcgggatatcgtccattccg

201 acagcatcgccagtcactatggcgtgctgctagcgctatatgcgttgatg

251 caatttctatgcgcacccgttctcggagcactgtccgaccgctttggccg

Длина последовательности 300 нуклеотидов

Поиск сайтов ( введите 1) или перекодирование (2) - 1

Введите искомый сайт- aagctt

Длина сайта - 6

Найден сайт в позиции  29
```

Рис. 2. Пример экранной выдачи программы GEN при поиске рестрикционных сайтов HINDIII в фрагменте плазмиды PBP322

Нуклеотидная последовательность E.coli, содержащая ген, кодирующий белок репрессор ILE. Инициирующий и терминирующий кодоны выделены заглавными буквами

```
gaaagcttctcggagagaaaagcaaaaggtgagggaattacaaaacagaatgcgagtcgt
ctcgcaaaaaacaacgccacccaaaggtggcgtATGcatatggttacttatccctgtcta
accagtcgccgctttcaattagctttaatccatcgacgggtcgttgataaacgtacatcc
atgcactcccgtacggcgtctgaatcaactggcgcgcgtattcaccgcccctggtgcgca
aggcatcaggttcggccagcgtggcgttgtcattacgataaacttcaccgtgtaccgttc
cgttccccggaactgcgcctggatagtggcccaggctatacaactggtagttatcgatat
gaaatgcccagtaactgggcattggtcatccagTGActgttgccttgtttgtggcgtaaa
ctgccgtagacaaagcttcgcattgct
```

Рис. 3. Нуклеотидная последовательность E. Coli, содержащая ген, кодирующий белок-репрессор

```
Введите имя файла с последовательностью - GEN2
Последовательность гена ILE репрессора кишечной палочки
  1 gaaagcttctcggagagaaaagcaaaaggtgagggaattacaaaacagaatgcgagtcgt
 61 ctcgcaaaaaacaacgccacccaaaggtggcgtatgcatatggttacttatccctgtcta
121 accagtcgccgctttcaattagctttaatccatcgacgggtcgttgataaacgtacatcc
181 atgcactcccgtacggcgtctgaatcaactggcgcgcgtattcaccgcccctggtgcgca
241 aggcatcaggttcggccagcgtggcgttgtcattacgataaacttcaccgtgtaccgttc
301 cgttccccggaactgcgcctggatagtggcccaggctatacaactggtagttatcgatat
361 gaaatgcccagtaactgggcattggtcatccagtgactgttgccttgtttgtggcgtaaa
421 ctgccgtagacaaagcttcgcattgct
Длина последовательности 447 нуклеотидов
Поиск сайтов ( введите 1) или перекодирование (2) - 1
Введите искомый сайт- aagctt
Длина сайта - 6
Найден сайт в позиции  3
Найден сайт в позиции  433
```

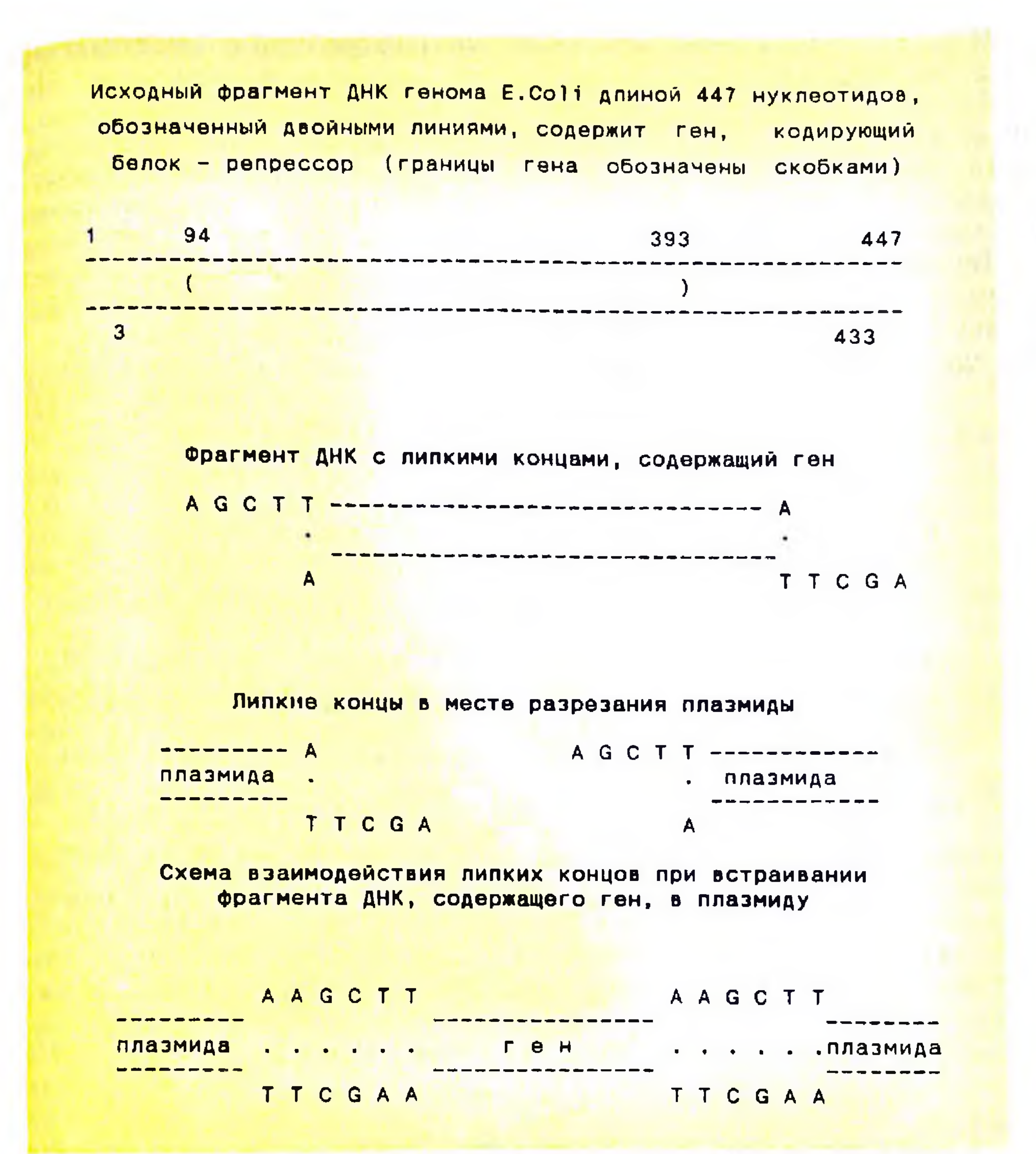


Рис. 5. Схема встраивания гена в плазмиду вследствие взаимодействия липких концов

нерии: вырезать из ДНК определенный ген и вставить его в заданный район плазмиды.

Покажем, как может применяться указанная программа для ее решения.

Задача. Задан район фрагмента плазмиды PBR 322 (от 10-го до 40-го нуклеотидов). Дана нуклеотидная последовательность ДНК E. coli, содержащая ген, кодирующий белок-репрессор (рис. 3). Ген расположен

◀

Рис. 4. Поиск рестрикционных сайтов HINDIII в последовательности ДНК E. Coli, содержащей ген, кодирующий белок-репрессор.

Слева приведены номера, обозначающие позиции первых нуклеотидов в строках при выдаче гена на экран

с 94-й по 393-ю позицию этой последовательности.

Найти рестриктазу, которая может быть использована для вырезания этого гена из последовательности (рис. 3) и его встраивания в указанный район плазмиды.

Перебирая все рестриктазы, указанные в таблице 1, необходимо найти такую, которая имеет рестрикционный сайт как слева, так и справа от указанного гена в последовательности, приведенной на рисунке 3. Проделав такой анализ с помощью программы GEN, можно показать, что этому условию удовлетворяет рестриктаза HIND III. Она имеет два сайта в указанной последовательности, расположенных в положениях 3 и 433, как это следует из выдачи программы GEN (рис. 4).

Следовательно, указанная рест-

```
              Введите имя файла с последовательностью - GEN2

          Последовательность гена ILE репрессора кишечной палочки

    1 gaaagcttctcggagagaaaagcaaaaggtgagggaattacaaaacagaatgcgagtcgt

   61 ctcgcaaaaaacaacgccacccaaaggtggcgtatgcatatggttacttatccctgtcta

  121 accagtcgccgctttcaattagctttaatccatcgacgggtcgttgataaacgtacatcc

  181 atgcactcccgtacggcgtctgaatcaactggcgcgcgtattcaccgcccctggtgcgca

  241 aggcatcaggttcggccagcgtggcgttgtcattacgataaacttcaccgtgtaccgttc

  301 cgttccccggaactgcgcctggatagtggcccaggctatacaactggtagttatcgatat

  361 gaaatgcccagtaactgggcattggtcatccagtgactgttgccttgtttgtggcgtaaa

  421 ctgccgtagacaaagcttcgcattgct

              Длина последовательности 447 нуклеотидов

      Поиск саитов ( введите 1) или перекодирование (2) - 2

      Введите начало участка ДНК - 94

      Введите конец  участка ДНК - 447

      Участок перекодирован до первого стоп кодона: 94 447

      Аминокислотная последовательность длины  100

    1 MHMVTYPCLTSRRFQLALIHRRVVDKRTSMHSRTASESTGARIHRPWCAR

   51 HQVRPAWRCHYDKLHRVPFRSPELRLDSGPGYTTGSYRYEMPSNWALVIQ
```

Рис. 6. Пример выдачи программы GEN в режиме перекодирования из нуклеотидной в аминокислотную последовательность.

В двух последних строках приведена выдача аминокислотной последовательности, получившейся при перекодировании гена

риктаза HIND III будет совершать два разреза, в результате которых возникнет фрагмент ДНК, содержащий по краям «липкие» концы и содержащий целиком весь ген белка-репрессора (так как по условию этот ген начинается с 94-го и кончается 393-м нуклеотидом).

Вспомним теперь, что рестрикционный сайт рестриктазы HIND III содержится в позиции 29 плазмиды PBR 322, т. е. в том районе, который указан в задаче (рис. 2). Это означает, что указанная рестриктаза может быть использована для решения поставленной задачи, как это показано на рисунке 5.

В самом деле, из этой схемы видно, что возникающие «липкие» концы могут обеспечить встраивание гена, кодирующего белок-репрессор, в данный район плазмиды.

Задача 1. Найдите с помощью программы GEN все рестрикционные сайты из списка, представленного в таблице 1, в последовательности, изображенной на рисунке 1.

Задача 2. Найдите рестриктазы, которые могут быть использованы для вырезания гена, кодирующего белок-репрессор, из последовательности ДНК, представленной на рисунке 2, и его встраивания в различные участки фрагмента плазмиды, представленного на рисунке 1.

Как отмечалось, программа GEN способна работать в режиме перекодирования, т. е. перевода последовательности кодонов в аминокислотную последовательность в соответствии с таблицей генетического кода (см. таблицу, с. 92).

После вызова режима перекодирования программа (рис. 6) задает запросы:

ВВЕДИТЕ НАЧАЛО УЧАСТКА ДНК?
ВВЕДИТЕ КОНЕЦ УЧАСТКА ДНК?

После этого с помощью таблицы генетического кода каждой тройке нуклеотидов (кодону) ставится в соответствие аминокислота. Если встречается терминирующий кодон, то перекодировка заканчивается. Полученная аминокислотная последовательность выводится на печать (с указанием длины). Аминокислотная последовательность выводится в однобуквенном коде.

На рисунке 6 представлен пример выдачи программы GEN при перекодировании участка полинуклеотидной последовательности, изображенной на рисунке 2. Предварительно в этой последовательности с помощью программы GEN был выявлен инициирующий кодон, первый нуклеотид которого располагается в 94-й позиции этой последовательности. Установленная аминокислотная последовательность имеет длину 100 аминокислот и соответствует белку-репрессору.

Компьютерный анализ менделевского наследования

Одной из типичных задач генетического анализа является восстановление генотипов родителей по результатам скрещиваний. Использование компьютера может существенно облегчить решение этих задач и способствовать приобретению углубленных представлений о законах менделевского наследования.

В качестве примера рассмотрим программы для решения задач по моногибридному и дигибридному скрещиваниям с полным и частичным доминированием. Программа для

подготовки задач по изучению законов менделевского наследования MEND1 (авторы И. В. Ищенко, А. Э. Кель, ИЦиГ СО АН СССР). Данная программа предназначена для подготовки учителем задач по четырем типам скрещиваний: моногибридному и дигибридному с полным и частичным доминированием.

Формирование задачи осуществляется через ответы на запросы программы, которые в тексте напечатаны прописными. Ответы обозначены жирным шрифтом.

Рассмотрим формирование задачи по моногибридному анализу с полным доминированием. Учитель запускает программу NEND 1, после чего программа выдает запрос:

ИМЯ ФАЙЛА ДЛЯ ЗАПИСИ ЗАДАНИЯ? **D1.DAT**

Учитель вводит имя файла «D1.DAT».

КОЛИЧЕСТВО СТРОК ЗАДАНИЯ? 7

ТЕКСТ ЗАДАНИЯ:

1? МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

2? ИМЕЕТСЯ ДВЕ ПОРОДЫ КУР: СЕРЫЕ И БЕЛЫЕ. ПРИ СКРЕЩИВАНИИ

3? ЭТИХ ПОРОД ВСЕ ПОТОМСТВО ОКАЗАЛОСЬ СЕРЫМ

4?

5? ВОПРОС: КАКОВЫ ГЕНОТИПЫ ИСХОДНЫХ ФОРМ И ИХ ПОТОМКОВ В

6? ДВУХ ПОСЛЕДУЮЩИХ СКРЕЩИВАНИЯХ?

7?

Далее учитель задает формализованное описание генотипов особей, удовлетворяющее условиям задачи. Описание генотипов школьнику неизвестно до тех пор, пока он не решил этой задачи. В ответ на вопрос программы задается количество особей:

КОЛИЧЕСТВО ГЕНОТИПОВ? 4

Описываются генотипы особей:

ГЕНОТИП № 1? **АА**

ПОЛ (М, Ж)? **М**

ГЕНОТИП № 2? **аа**

ПОЛ (М, Ж)? **Ж**

ГЕНОТИП № 3? **Аа**

ПОЛ (М, Ж)? **Ж**

ГЕНОТИП № 4? **Аа**

ПОЛ (М, Ж)? **М**

Для удобства формулировки задач определяется название полов (в нашем случае — петух и курица):

НАЗВАНИЕ ОСОБИ МУЖСКОГО ПОЛА? **ПЕТУХ**

НАЗВАНИЕ ОСОБИ ЖЕНСКОГО ПОЛА? **КУРИЦА**

Задается фенотипическое проявление аллеля и тип доминирования, т. е. полное (П) или частичное (Ч):

1-й ГЕН: ДОМИНАНТНЫЙ АЛЛЕЛЬ-ПРИЗНАК? **А-серый**

1-й ГЕН: РЕЦЕССИВНЫЙ АЛЛЕЛЬ-ПРИЗНАК? **а-белый**

1-й ГЕН: ТИП ДОМИНИРОВАНИЯ (П-ПОЛНОЕ, Ч-ЧАСТИЧНОЕ)? **П**

В данном случае задано полное доминирование.

Далее учитель формулирует конкретные вопросы, на которые должен ответить школьник:

КОЛИЧЕСТВО ВОПРОСОВ? 5

1-й ВОПРОС? **ГЕНОТИП ПЕТУХА (Р)**

ОТВЕТ? **АА**

2-й ВОПРОС? **ГЕНОТИП КУРИЦЫ (Р)**

ОТВЕТ? **аа**

3-й ВОПРОС? **ГЕНОТИП ПОТОМКОВ ПЕРВОГО ПОКОЛЕНИЯ (F_1)**

ОТВЕТ? Аа

4-й ВОПРОС? **ГЕНОТИП СЕРЫХ ПОТОМКОВ ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ (F_2)**

ОТВЕТ? Аа

5-й ВОПРОС? **ГЕНОТИП БЕЛЫХ ПОТОМКОВ ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЯ (F_2)**

ОТВЕТ? **аа**

В рассматриваемом примере учитель задает пять вопросов и записывает ответы на них. Школьник должен дать ответы на эти вопросы с помощью программы MEND2.

Ученик читает условие задачи из файла D1.DAT, заполненного учителем:

ПРОЧИТАТЬ ЗАДАНИЕ ИЗ ФАЙЛА? **D1.DAT**

На экране распечатывается содержание задачи:

МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

ИМЕЮТСЯ ДВЕ ПОРОДЫ КУР: СЕРЫЕ И БЕЛЫЕ. ПРИ СКРЕЩИВАНИИ ЭТИХ ПОРОД ВСЕ ПОТОМСТВО ОКАЗАЛОСЬ СЕРЫМ

ВОПРОС: КАКОВЫ ГЕНОТИПЫ ИСХОДНЫХ ФОРМ И ИХ ПОТОМКОВ В ДВУХ ПОСЛЕДУЮЩИХ СКРЕЩИВАНИЯХ?

Далее программа выводит на экран список вспомогательных подпрограмм, которыми можно воспользоваться в ходе решения задачи:

РЕЖИМ РАБОТЫ

1 — ПРОСМОТР ФЕНОТИПОВ

2 — СКРЕЩИВАНИЕ

3 — РЕШЕТКА ПЕННЕТА

4 — ХИ-КВАДРАТ

5 — ВЫХОД

Подпрограмма 1 осуществляет вывод списка фенотипов заданных особей.

Подпрограмма 2 осуществляет различные варианты скрещиваний выбранных особей из исходной группы (на основе заданного учителем описания генотипов, фенотипического проявления аллелей и типа доминирования) и выдает их результаты.

Подпрограмма 3 осуществляет по заданным генотипам родителей построение решетки Пеннета, характеризующей возможный набор генотипов потомков.

Подпрограмма 4 позволяет оценивать результаты скрещивания с помощью критерия хи-квадрат. Величина хи-квадрат рассчитывается по формуле

$$x^2 \approx \sum \frac{d^2}{e},$$

где d — отклонения от ожидаемой численности каждого класса; e — число особей, ожидаемое по формуле для каждого из классов. Под классом понимается фенотип, получившийся в результате скрещивания.

После нахождения значения хи-квадрата оценивается достоверность полученного значения. По статистическому критерию событие можно считать неслучайным, если вероятность его появления по случайным причинам 0.05 и ниже. В таблице 2 приведены значения x^2 (правый столбец) при различных степенях свободы (левый столбец), соответствующие вероятности 0.05 появления таких значений по случайным причинам. Степень свободы вычисляется как число классов минус едини-

Таблица 2

Степень свободы	0.05
1	3.841
2	5.991
3	7.815
4	9.488
5	11.07
6	12.592
7	14.067
8	15.507
9	16.919
10	18.307

ца (n—1). Табличные значения $\varkappa^2$ назовем критическими. Если вычисленное значение $\varkappa^2$ больше критического, то отклонение наблюдаемого значения от теоретического неслучайно, и тогда выдается резолюция «ГИПОТЕЗА ОТВЕРГАЕТСЯ», в противном случае — «ГИПОТЕЗА НЕ ОТВЕРГАЕТСЯ».

Таким образом, сравнивая значения x^2 с табличными, можно оценить достоверность предполагаемой формулы расщепления.

Подпрограмма 5 задает вопросы, на которые необходимо получить ответ. В ответ на запрос «Режим работы» необходимо задать номер одной из указанных подпрограмм.

Приведем пример решения задачи. Начнем с просмотра фенотипов, вызвав подпрограмму 1:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 1

У ВАС ИМЕЮТСЯ

№	ПОЛ	ФЕНОТИП	ПОКОЛЕНИЕ
1	ПЕТУХ	СЕРЫЙ	РОДИТЕЛЬ (P)
2	КУРИЦА	БЕЛЫЙ	РОДИТЕЛЬ (P)
3	ПЕТУХ	СЕРЫЙ	ПОТОМОК 1-го ПОКОЛЕНИЯ (F_1)
4	КУРИЦА	СЕРЫЙ	ПОТОМОК 1-го ПОКОЛЕНИЯ (F_1)

Промоделируем с помощью подпрограммы 2 первое скрещивание, указанное в задаче:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 2

СКРЕЩИВАНИЕ

НОМЕРА СКРЕЩИВАЕМЫХ ОСОБЕЙ (N_1, N_2) 1, 2

КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ? 100

Программа выводит результаты скрещивания:

ПОТОМСТВО ОТ СКРЕЩИВАНИЯ 1×2 КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ 100

ПОТОМСТВО:

ФОНОТИП N1: СЕРЫЙ, 100 ОСОБЕЙ

Таким образом, решающий задачу видит, что скрещивание двух пород кур с неизвестными генотипами дало только один фенотип: серые куры. Согласно правилу доминирования это говорит о том, что серый цвет доминирует над белым; кроме того, серые родители имеют генотип АА, белые — аа, потомки первого поколения — Аа.

Проведем скрещивание потомков первого поколения (петух № 3) с родителями (белая курица № 2):

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 2

СКРЕЩИВАНИЕ

НОМЕРА СКРЕЩИВАЕМЫХ ОСОБЕЙ (№ 1, № 2)? 2, 3

КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ? 100

Программа выводит результаты скрещивания:

ПОТОМСТВО ОТ СКРЕЩИВАНИЯ

2×3 КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ
100
ПОТОМСТВО:
ФЕНОТИП № 1: БЕЛЫЙ,
57 ОСОБЕЙ
ФЕНОТИП № 2: СЕРЫЙ,
43 ОСОБЕЙ

Таким образом, решающий задачу видит, что данное скрещивание дает отношение фенотипов примерно 1:1 (с небольшим отклонением).

Как указывалось в главе VI при возвратном скрещивании гетерозиготы с рецессивной гомозиготой должно наблюдаться расщепление 1:1. Для того чтобы убедиться в этом, воспользуемся решеткой Пеннета, вызвав подпрограмму 3.

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 3
РЕШЕТКА ПЕННЕТА
ГЕНОТИП 1-го РОДИТЕЛЯ? Аа
ГЕНОТИП 2-го РОДИТЕЛЯ? аа

Программа выводит решетку Пеннета:

	A	a
a	aA	aa
a	aA	aa

РАСЩЕПЛЕНИЕ ГЕНОТИПОВ 1:1 (Аа:аа)

Из решетки Пеннета видно, что в этом случае половина потомков имеет генотип Аа и половина — аа, т. е. отношение 1:1.

Проверим теперь гипотезу о том, что полученное в последнем скрещивании соотношение фенотипов (53:47) подчиняется ожидаемому соотношению 1:1, вызвав подпрограмму 4.

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 4
ХИ-КВАДРАТ
КОЛИЧЕСТВО
ФЕНОТИПИЧЕСКИХ КЛАССОВ? 2
ВВЕДИТЕ КОЛИЧЕСТВО ОСОБЕЙ
ПО КАЖДОМУ КЛАССУ:
1-й КЛАСС:? **47**
2-й КЛАСС:? **53**

Далее вводится формула ожидаемого расщепления фенотипов:

ЧЛЕНЫ ФОРМУЛЫ
ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ
ДЛЯ 1-го КЛАССА:? **1**
ДЛЯ 2-го КЛАССА:? **1**

На экран выводится сравнение ожидаемого и наблюдаемого расщепления фенотипов и результат анализа по хи-квадрату:

ФОРМУЛА ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ ФЕНОТИПОВ 1:1

НАБЛЮДАЕМОЕ	ОЖИДАЕМОЕ
1-й КЛАСС:	
СЕРЫЙ, 47	50
2-й КЛАСС:	
БЕЛЫЙ, 53	50

ИЗМЕНИТЬ ФОРМУЛУ РАСЩЕПЛЕНИЯ (Y/N)? N
ХИ-КВАДРАТ — 0,36
ГИПОТЕЗА НЕ ОТВЕРГАЕТСЯ
КРИТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
x_0=3.841
ЧИСЛО СТЕПЕНЕЙ СВОБОДЫ =1
С УРОВНЕМ ЗНАЧИМОСТИ 0.05

Рассчитанное значение хи-квадрат равно 0.36 при 1-й степени свободы. Программа показывает, что при таком значении хи-квадрат предложенная гипотеза о соответствии наблюдаемого расщепления формуле 1:1 не отвергается.

Из этого можно заключить, что расщепление по генотипам потомков второго поколения, указанное в решетке Пеннета, соответствует расщеплению по фенотипам, полученно-

му в последнем скрещивании. Следовательно, генотипы серых кур второго поколения — Аа, а белых кур второго поколения — аа.

На основе проведенного анализа можно ответить на все поставленные вопросы:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 5

ВАШ ОТВЕТ

ГЕНОТИП ПЕТУХА (Р)? **АА**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ГЕНОТИП КУРИЦЫ (Р)? **аа**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ГЕНОТИП ПОТОМКОВ 1-го ПОКОЛЕНИЯ? **Аа**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ГЕНОТИП СЕРЫХ ПОТОМКОВ 2-го ПОКОЛЕНИЯ? **Аа**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ГЕНОТИП БЕЛЫХ ПОТОМКОВ 2-го ПОКОЛЕНИЯ? **аа**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

Рассмотрим решение задачи по дигибридному скрещиванию с полным доминированием.

Ученик читает условие задачи из файла DΣ. DAT, заполненного учителем:

ПРОЧИТАТЬ ЗАДАНИЕ ИЗ ФАЙЛА? **D2. DAT**

На экране распечатывается содержание задачи:

ЗАДАНИЕ

ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

КРУПНЫЙ РОГАТЫЙ СКОТ ТИПА АФРИКАНДЕР ОБЫЧНО ИМЕЕТ КРАСНУЮ МАСТЬ И РОГА. НО В ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКЕ ПОПУЛЯРНА ЖЕЛТАЯ МАСТЬ. НА ОДНОЙ ОПЫТНОЙ ФЕРМЕ БЫЛ ПОЛУЧЕН КОМОЛЫЙ БЫК ЖЕЛТОЙ МАСТИ. В ДАННОМ СЛУЧАЕ КОМОЛОСТЬ БЫЛА, ВИДИМО, РЕЗУЛЬТАТОМ МУТАЦИИ.

ВОПРОС: ЧТО МОЖНО СКАЗАТЬ НА ОСНОВАНИИ РЕЗУЛЬТАТОВ ЭТОГО СКРЕЩИВАНИЯ О НАСЛЕДОВАНИИ КРАСНОЙ МАСТИ И КОМОЛОСТИ?

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 1

У ВАС ИМЕЮТСЯ

№	ПОЛ	ФЕНОТИП	ПОКОЛЕНИЕ
1	КОРОВА	КРАСНАЯ МАСТЬ, РОГАТОСТЬ	РОДИТЕЛЬ (Р)
2	БЫК	ЖЕЛТАЯ МАСТЬ, КОМОЛОСТЬ	РОДИТЕЛЬ (Р)

Промоделируем с помощью подпрограммы 2 скрещивание, указанное в задаче:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 2

СКРЕЩИВАНИЕ

НОМЕРА СКРЕЩИВАЕМЫХ ОСОБЕЙ (№ 1, № 2)? **1, 2**

КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ? **100**

Программа выводит результаты скрещивания:

ПОТОМСТВО ОТ СКРЕЩИВАНИЯ 1×2, КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ 100

ПОТОМСТВО

ФЕНОТИП № 1: ЖЕЛТАЯ МАСТЬ, РОГАТОСТЬ 28 ОСОБЕЙ

ФЕНОТИП № 2: ЖЕЛТАЯ МАСТЬ, КОМОЛОСТЬ 29 ОСОБЕЙ

ФЕНОТИП № 3: КРАСНАЯ

МАСТЬ, РОГАТОСТЬ 22 ОСОБЕЙ
ФЕНОТИП № 4: КРАСНАЯ
МАСТЬ, КОМОЛОСТЬ 21 ОСОБЬ

Таким образом, решающий задачу видит, что скрещивание двух пород с неизвестными генотипами дало расщепление фенотипов на четыре класса. Рассмотрим расщепление фенотипов по каждому фенотипическому признаку отдельно. По результатам скрещивания можно предложить формулу расщепления 1:1 по каждому признаку (масть и наличие рогов). Проверим эту гипотезу по хи-квадрату. Для масти: желтая масть (1-й класс) — 57 особей, красная масть (2-й класс) — 43 особи.

ХИ-КВАДРАТ

КОЛИЧЕСТВО
ФЕНОТИПИЧЕСКИХ КЛАССОВ? 2
ВВЕДИТЕ КОЛИЧЕСТВО ОСОБЕЙ
ПО КАЖДОМУ КЛАССУ:
1-й КЛАСС:? 57
2-й КЛАСС:? 43

ЧЛЕНЫ ФОРМУЛЫ
ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ
ДЛЯ 1-го КЛАССА:? 1
ДЛЯ 2-го КЛАССА:? 1
ФОРМУЛА ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ ФЕНОТИПОВ 1:1

	НАБЛЮДАЕМОЕ	ОЖИДАЕМОЕ
1-й КЛАСС:	57	50
2-й КЛАСС:	43	50

ХИ-КВАДРАТ=1.96
ГИПОТЕЗА НЕ ОТВЕРГАЕТСЯ
КРИТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
$\chi^2=3.841$
ЧИСЛО СТЕПЕНЕЙ СВОБОДЫ=1С
С УРОВНЕМ ЗНАЧИМОСТИ 0.05

Для наличия рогов: рогатость (1-й класс) — 50 особей, комолость (2-й класс) — 50 особей.

КОЛИЧЕСТВО
ФЕНОТИПИЧЕСКИХ КЛАССОВ:? 2
ВВЕДИТЕ КОЛИЧЕСТВО ОСОБЕЙ
ПО КАЖДОМУ КЛАССУ:
1-й КЛАСС:? 50
2-й КЛАСС:? 50

ЧЛЕНЫ ФОРМУЛЫ
ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ
ДЛЯ 1-го КЛАССА:? 1
ДЛЯ 2-го КЛАССА:? 1
ФОРМУЛА ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ ФЕНОТИПОВ 1:1

	НАБЛЮДАЕМОЕ	ОЖИДАЕМОЕ
1-й КЛАСС	50	50
2-й КЛАСС	50	50

ХИ-КВАДРАТ=0
ГИПОТЕЗА НЕ ОТВЕРГАЕТСЯ
КРИТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ
$\chi^2=3.841$
ЧИСЛО СТЕПЕНЕЙ СВОБОДЫ=1
С УРОВНЕМ ЗНАЧИМОСТИ 0.05

Расщепление 1:1 обеспечивается гомозиготой и гетерозиготой, что легко проверяется с помощью решетки Пеннета:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 3

РЕШЕТКА ПЕННЕТА

ГЕНОТИП 1-го РОДИТЕЛЯ? Aa
ГЕНОТИП 2-го РОДИТЕЛЯ? aa

	A	a
a	aA	aa
a	aA	aa

РАСЩЕПЛЕНИЕ
ГЕНОТИПОВ 1:1
(Aa:aa)

Таким образом, из расщепления признаков по формуле 1:1 и устойчивости фенотипа африкандер (красная масть и рогатость) следует гетерозиготность быка и гомозиготность коровы по обоим генам.

Отвечаем на вопросы:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 5

ВАШ ОТВЕТ

ТИП ДОМИНИРОВАНИЯ КРАСНОЙ МАСТИ?

ОТВЕТ? РЕЦЕССИВНЫЙ

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ТИП ДОМИНИРОВАНИЯ КОМОЛОСТИ?

ОТВЕТ? ДОМИНАНТНЫЙ

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ГЕНОТИП БЫКА?

ОТВЕТ? **АаВв**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ГЕНОТИП КОРОВЫ?

ОТВЕТ? **аавв**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

Рассмотрим решение задачи по моногибридному скрещиванию с частичным доминированием.

Ученик читает условие задачи из файла D3.DAT, заполненного учителем.

ПРОЧИТАТЬ ЗАДАНИЕ ИЗ ФАЙЛА? **D3. DAT**

На экране распечатывается содержание задачи:

ЗАДАНИЕ

МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ ПРИ НЕПОЛНОМ ДОМИНИРОВАНИИ ПРИ РАЗВЕДЕНИИ «В СЕБЕ» ГОРНОСТАЕВЫХ КУР В ПОТОМСТВЕ СРЕДИ ПРОЧИХ БЫЛИ БЕЛЫЕ КУРИЦЫ.

ВОПРОС: ПРОВОДЯ СКРЕЩИВАНИЕ, ОПРЕДЕЛИТЬ, КАК НАСЛЕДУЕТСЯ ГОРНОСТАЕВАЯ ОКРАСКА ОПЕРЕНИЯ?

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? 1

У ВАС ИМЕЮТСЯ

№	ПОЛ	ФЕНОТИП	ПОКОЛЕНИЕ
1	ПЕТУХ	ГОРНОСТАЕВОЕ ОПЕРЕНИЕ	РОДИТЕЛЬ (Р)
2	КУРИЦА	ГОРНОСТАЕВОЕ ОПЕРЕНИЕ	РОДИТЕЛЬ (Р)
3	КУРИЦА	БЕЛОЕ ОПЕРЕНИЕ	ПОТОМОК 1-го ПОКОЛЕНИЯ (F_1)

Промоделируем с помощью подпрограммы 2 скрещивание, указанное в задаче:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? **2**

СКРЕЩИВАНИЕ

НОМЕРА СКРЕЩИВАЕМЫХ ОСОБЕЙ (№ 1, № 2)? **1, 2**

КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ? **100**

Программа выводит результаты скрещивания:

ПОТОМСТВО ОТ СКРЕЩИВАНИЯ 1×2 КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ 100

ПОТОМСТВО:

ФЕНОТИП № 1: ГОРНОСТАЕВОЕ ОПЕРЕНИЕ, 47 ОСОБЕЙ

ФЕНОТИП № 2: ЧЕРНОЕ ОПЕРЕНИЕ, 20 ОСОБЕЙ

ФЕНОТИП № 3: БЕЛОЕ ОПЕРЕНИЕ, 33 ОСОБЕЙ

Таким образом, решающий задачу видит, что скрещивание дало расщепление исходного фенотипа на 3 класса. Из этого можно сделать следующие выводы: имеет место частичное доминирование (фенотипи-

ческое проявление пока неизвестно); при моногибридном скрещивании расщепление на три фенотипических класса дает только скрещивание «гетерозигота × гетерозигота». Продемонстрируем расщепление 1:2:1 на решетке Пеннета:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? **3**

РЕШЕТКА ПЕННЕТА

ГЕНОТИП 1-го РОДИТЕЛЯ?

ГЕНОТИП 2-го РОДИТЕЛЯ?

	A	a
a	aA	ax
a	aA	ax

РАСЩЕПЛЕНИЕ ГЕНОТИПОВ
1:2:1 (AA:Aa:aa)

Стало ясно, что фенотипическим проявлением признака неполного доминирования является горностаевое оперение. По хи-квадрату проверяем нашу гипотезу о расщеплении по формуле 1:2:1.

ХИ-КВАДРАТ

КОЛИЧЕСТВО

ФЕНОТИПИЧЕСКИХ КЛАССОВ? **3**

ВВЕДИТЕ КОЛИЧЕСТВО ОСОБЕЙ

ПО КАЖДОМУ КЛАССУ:

1-й КЛАСС:? **20**

2-й КЛАСС:? **47**

3-й КЛАСС:? **33**

ЧЛЕНЫ ФОРМУЛЫ

ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ

ДЛЯ 1-го КЛАССА:? **1**

ДЛЯ 2-го КЛАССА:? **2**

ДЛЯ 3-го КЛАССА:? **1**

ФОРМУЛА ОЖИДАЕМОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ ФЕНОТИПОВ 1:2:1

	НАБЛЮДАЕМОЕ	ОЖИДАЕМОЕ
1-й КЛАСС:	20	25
2-й КЛАСС:	47	50
3-й КЛАСС:	33	25

ХИ-КВАДРАТ=3.74

ГИПОТЕЗА НЕ ОТВЕРГАЕТСЯ

КРИТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

$\varkappa_2$=5.991

ЧИСЛО СТЕПЕНЕЙ СВОБОДЫ=2

С УРОВНЕМ ЗНАЧИМОСТИ 0.05

Отвечаем на вопросы:

ВЫБЕРИТЕ РЕЖИМ РАБОТЫ? **5**

ВАШ ОТВЕТ

ТИП ДОМИНИРОВАНИЯ ГОРНОСТАЕВОЙ ОКРАСКИ?

ОТВЕТ? **ЧАСТИЧНОЕ**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

ГЕНОТИП ГОРНОСТАЕВЫХ КУР?

ОТВЕТ? **Aa**

ОТВЕТ ПРАВИЛЬНЫЙ!!!

Задача решена!

Компьютерный анализ закономерностей молекулярной эволюции

Краткие сведения о теории молекулярной эволюции. Как отмечалось в §69, теория молекулярной эволюции изучает закономерности эволюции биополимеров: ДНК, РНК и белков. Рассмотрим некоторый вид организмов, существовавший T_0 млн. лет назад (рис. 7). Организмы вида S_0 имели некоторый ген G_0 и кодируемый белок P_0 (характеризующийся определенной аминокислотной последовательностью). Рассмотрим далее некоторые виды организмов S_1 и S_2, возникавшие T_1 и T_2 миллионов лет назад от вида S_0 и имевшие соответствующие гены G_1 и G_2 и кодируемые ими белки P_1 и P_2.

Далее от вида S_1 произошли современные виды S_3 и S_4 (и соответствующие им гены и белки G_3, P_3 и G_4,

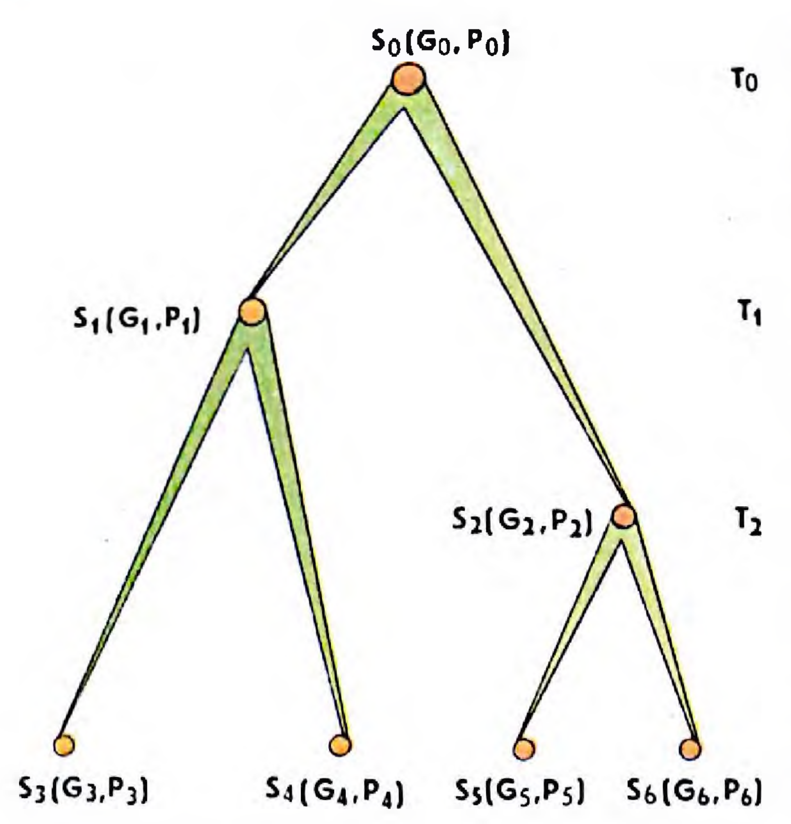


Рис. 7. Филогенетическое дерево, отражающее схему дивергенции аминокислотных последовательностей и соответствующих им видов организмов. Красные точки соответствуют видам организмов, соединяющие их ребра — эволюционным «маршрутам»

P_4), а от вида S_2 произошли современные виды S_5 и S_6, (и соответствующие им гены и белки G_5, P_5 и G_6, P_6).

Эволюционные взаимоотношения между аминокислотными последовательностями белков одного семейства, принадлежащих различным видам организмов, описываются филогенетическим деревом. Пример филогенетического дерева для четырех последовательностей приведен на рисунке 7. Оно состоит из вершин (жирные точки) и соединяющих их ребер. Нижние (висячие) вершины дерева соответствуют современным видам организмов. На рисунке 7 — это виды S_3, S_4, S_5 и S_6 , соответствующие им гены (G_3, G_4, G_5 и G_6) и кодируемые ими аминокислотные последовательности (P_3, P_4, P_5 и P_6). Все остальные вершины соответствуют предковым видам организмов (S_0, S_1 и S_2), их генам (G_0, G_1 и G_2) и кодируемым белкам (P_1, P_2 и P_3).

Вершины дерева соединены линиями — ребрами, описывающими эволюционные взаимоотношения между различными видами организмов и соответствующими им белками. Наличие ребра, соединяющего две вершины, означает, что вид организмов, соответствующий вышестоящей вершине, является непосредственным эволюционным предком вида, соответствующего нижестоящей вершине. Например, наличие ребра, соединяющего вершины S_2 (G_2, P_2) и S_6(G_6, P_6), означает, что вид S_2 (ген G_2 и белок P_2) является непосредственным эволюционным предком вида S_6 (гена G_6 и белка P_6).

Рассмотрим два любых белка, например P_5 и P_6 . За время эволюции от предкового белка P_2 аминокислотные последовательности белков P_5 и P_6 должны были накопить определенное количество мутаций (аминокислотных замен), которое можно оценить на основе принципа «молекулярных часов эволюции». Его сформулировали американские ученые Цукеркандль и Полинг, и он гласит, что скорость эволюции любого конкретного белка в пределах определенного функционального семейства примерно постоянна и одинакова в различных филетических линиях при условиях неизменности структурно-функциональной организации этого белка (см. § 69).

В частности, для семейства α-цепей гемоглобинов скорость эволюции $V = 1{,}2 \cdot 10^{-9}$ аминокислотных замен на позицию белка в год.

Зная скорость эволюции белка V и длину его аминокислотной последовательности L (изменяемую в количе-

стве аминокислотных позиций), можно оценить количество аминокислотных замен N_{26}, фиксировавшихся в белке P_6 за время его эволюции T_2 от предкового белка P_2:

$$N_{26} = V \cdot L \cdot T_2. \qquad (1)$$

Будем в дальнейшем называть расстоянием d между двумя аминокислотными последовательностями количество аминокислотных замен, по которым они различаются. Таким образом, расстояние между аминокислотными последовательностями белков P_2 и P_6 равно

$$d_{26} = N_{26}.$$

Точно так же расстояние между белками P_2 и P_5

$$d_{25} = N_{25} = V \cdot L \cdot T_2. \qquad (2)$$

На филогенетическом дереве (рис. 7) будем приписывать эти расстояния ребрам, соединяющим вершины, соответствующие белкам.

В связи с тем что фиксация аминокислотных замен в филетических линиях, ведущих от белка P_2 к белкам P_5 и P_6, происходила независимо, эти замены преимущественно затрагивали разные позиции этих белков. Следовательно, количество аминокислотных замен, по которым отличаются последовательности белков P_5 и P_6,

$$N_{56} = N_{25} + N_{26}.$$

Поэтому расстояние между белками P_5 и P_6

$$d_{56} = N_{25} + N_{26} = 2V \cdot L \cdot T_2. \qquad (3)$$

Рассмотрим теперь белки P_3 и P_4, соответствующие видам S_3 и S_4. Оценим количество аминокислотных замен, накопившихся в аминокислотных последовательностях белков P_3 и P_4 за время T_1 их дивергенции от предкового белка P_1. Повторяя предыдущие рассуждения, получаем:

$$N_{13} = N_{14} = V \cdot L \cdot T_1. \qquad (4)$$

Поэтому расстояние d_{34} между белками P_3 и P_4 (т. е. количество аминокислотных различий между ними) будет

$$d_{34} = N_{13} + N_{14} = 2V \cdot L \cdot T_1. \qquad (5)$$

Аналогичным образом можно оценить расстояние между любыми белками, дивергировавшими T_0 лет назад (например, белками P_3 и P_6):

$$d_{36} = N_{03} + N_{06} = 2V \cdot L \cdot T_0. \qquad (6)$$

Сравнивая соотношения (3), (5) и (6), получаем:

$$d_{56} < d_{34} < d_{36}. \qquad (7)$$

Это неравенство вытекает из того, что $T_2 < T_1 < T_0$.

Следовательно, чем меньше время дивергенции двух белков от общего предка, тем меньше расстояние между ними, измеренное в количестве аминокислотных замен. Это правило позволяет на основании сравнения аминокислотных последовательностей строить филогенетические деревья для различных белковых молекул, восстанавливать наиболее вероятный порядок дивергенции рассматриваемых аминокислотных последовательностей и, следовательно, соответствующих им видов организмов. В частности, согласно неравенству (7) следует считать, что общий предок видов S_3 и S_6 существовал раньше, чем общий предок видов S_3 и S_4, и, в свою очередь, общий предок видов S_5 и S_6, существовал ранее, чем общий предок видов S_5 и S_6. Можно видеть, что этот вывод согласуется с порядком дивергенции видов, представленным на рисунке 7.

Таким образом, анализируя расстояние между аминокислотными по-

следовательностями различных видов организмов, можно восстанавливать порядок дивергенции этих видов от общей предковой формы и представить результаты этого анализа в виде филогенетического дерева.

Программа построения филогенетических деревьев для групп аминокислотных последовательностей (TREE1) основана на анализе расстояний между ними. В программе содержатся данные об аминокислотных последовательностях трех семейств белков: α-цепях гемоглобинов, цитохромах и миоглобинах.

Для того чтобы построить дерево для определенного набора аминокислотных последовательностей, необходимо сформировать набор данных. Это осуществляется через ответ на запросы программы.

ВВЕДИТЕ ИМЯ СЕМЕЙСТВА?

Полное имя одного из трех семейств белков, в том варианте, как оно приведено в данных (например, α-цепи гемоглобинов).

УКАЖИТЕ КОЛИЧЕСТВО ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ?

Необходимо ввести число, указывающее количество рассматриваемых последовательностей семейства (например, 8).

УКАЖИТЕ ГРАНИЦЫ РАССМАТРИВАЕМОГО ФРАГМЕНТА?

В связи с тем что филогенетическое дерево можно строить не по полным последовательностям, а по их частям, необходимо ввести два числа (N_1 и N_2), обозначающие положение рассматриваемого фрагмента в аминокислотной последовательности. Например, задав числа 1, 60, будем использовать при построении филогенетического дерева α-цепей глобинов фрагменты длиной 60 аминокислот, расположенные от 1-й до 60-й позиции.

УКАЖИТЕ НОМЕРА РАССМАТРИВАЕМЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ?

Вводятся номера тех последовательностей из представленного списка, для которых строится филогенетическое дерево. Например, задав номера 1, 2, 4, 6, 7, 10, 13, 14, мы тем самым выбрали из списка α-цепей глобинов последовательности следующих видов организмов: курица, утка, черепаха, лягушка, горилла, бык, лошадь, человек. На этом формирование данных заканчивается и программа начинает построение дерева.

Подчеркнем, что программа работает с тремя семействами белков, последовательности которых введены в текст программы (в ее конце): 1) N-концевыми фрагментами миоглобинов, т. е. белков, предназначенных для связывания кислорода; 2) N-концевыми фрагментами цитохромов, т. е. белков, участвующих в процессе переноса электронов; 3) N-концевыми фрагментами α-цепей гемоглобинов — белков переноса кислорода.

На выходе программы выдаются набор последовательностей, для которых строится дерево, с их порядковыми номерами, матрица аминокислотных расстояний и топология дерева с указанием длин ребер.

На рисунке 8 приведен пример такой выдачи. В данном случае построено филогенетическое дерево для восьми последовательностей α-цепей гемоглобинов. Под списком аминокислотных последовательностей приведены матрицы расстояний. Ниже указано филогенетическое дерево, построенное программой. В этом дереве вершины обозначены числами. Числа от 1 до 8 (расположенные внизу дерева) соответствуют последовательностям α-цепей совре-

Набор аминокислотных последовательностей, на основе которого строится дерево

1	БЫК	VLSAADKGNVKAAWGKVGGHAAEYGAEALERMFLSFPTTKTYFPHFDLSH
2	ГОРИЛЛА	VLSPADKTNVKAAWGKVGAHAGDYGAEALERMFLSFPTTKTYFPHFDLSH
3	КУРИЦА	MLTAEDKKLIQQAWEKAASHQEEFGAEALTRMFTTYPQTKTYFPHFDLSP
4	ЛОШАДЬ	VLSAADKTNVKAAWSKVGGHAGEYGAEALERMFLGFPTTKTYFPHFDLSH
5	ЛЯГУШКА	TLTDSEKAAVVALWSKIAPQASAIGAEALERLFLSYPQTKTYFSHFDVSH
6	УТКА	MLTAEDKKLITQLWEKVAGHQEEFGSEALQRMFLAYPQTKTYFPHFDLHP
7	ЧЕЛОВЕК	VLSPADKTNVKAAWGKVGAHAGEYGAEALERMFLSFPTTKTYFPHFDLSH
8	ЧЕРЕПАХА	MLNHDEKQLIKHAWEKVLGHQEDFGAEALERMFAVYPQTKTYEPHFDLHH

Матрица аминокислотных различий между последовательностями с номерами 1 - 8

1								
2	5							
3	21	23						
4	4	5	21					
5	22	22	25	22				
6	21	24	9	21	25			
7	4	1	22	4	22	23		
8	20	20	16	20	25	15	21	
	1	2	3	4	5	6	7	8

Топология филогенетического дерева

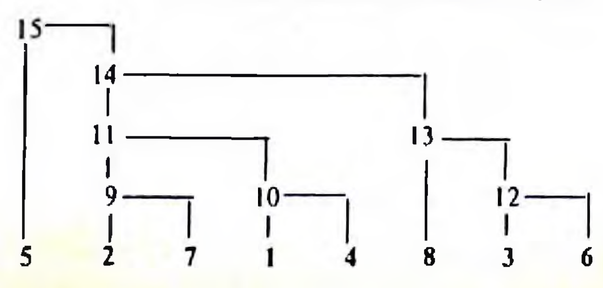


Рис. 8. Пример построения филогенетического дерева для восьми N-концевых фрагментов α-цепей гемоглобинов

менных организмов, приведенным выше. Остальные числа соответствуют предковым последовательностям α-цепей.

Согласно дереву, первоначально выделилась филетическая линия, ведущая к α-цепям земноводных,— вершина N_5 (лягушка). Затем произошло выделение двух крупных филетических линий, одна из которых вела к α-цепям млекопитающих (их общий предок обозначен на дереве N_{11}), другая — к птицам и пресмыкающимся (их общий предок обозначен N_{13}).

В первой филетической линии произошло выделение двух таксонов: приматов и копытных (предок α-цепей приматов обозначен N_9, а предок α-цепей копытных N_{10}). При этом, в соответствии с естественной биологической классификацией и представлениями об эволюционном возникновении человека, он оказался близок к обезьянам (α-цепь человека обозначена N_7, а гориллы — N_2). Видно, что филетические линии, ведущие к этим последовательностям, выходят из общей вершины N_9. С другой стороны, видна явная эволюционная

близость таких представителей отряда млекопитающих, как бык и лошадь (вершины N_1 и N_4).

Во второй крупной филетической линии произошло первоначальное разделение филетических линий пресмыкающихся (черепаха — N_8) и птиц (общий предок α-цепей птиц имеет N_{12}). При этом видна явная эволюционная близость двух видов птиц (утка N_6 и курица N_3).

Итак, на основе построения филогенетических деревьев возможна объективная количественная оценка эволюционных взаимоотношений между различными таксонами организмов и реконструкция их эволюционной истории.

Под деревом приведен список длин ребер, т. е. количества аминокислотных замен, фиксировавшихся за время эволюции быка и лошади между двумя последовательностями. Например, за время эволюции от общего предка (вершина N_{10}) в рассматриваемом фрагменте длиной 60 аминокислот фиксировалось в среднем 4,7 замены.

Решите задачи по анализу молекулярной эволюции гемоглобина, миоглобина и цитохрома.

1. Постройте филогенетическое дерево для полного набора α-цепей гемоглобина. Изучите эволюционные взаимоотношения между представленными видами организмов.

2. Попробуйте построить дерево для α-цепей глобинов по фрагментам последовательностей длиной 15 и 30 аминокислот, сравните построенное дерево с предыдущим.

3. Определите время, прошедшее от разделения различных таксонов в ходе эволюции (скорость эволюции α-цепей гемоглобина составляет $1{,}2 \cdot 10^{-9}$ замен в год).

4. Постройте деревья по фрагментам последовательностей белков миоглобина и цитохрома С. Сравните полученные результаты с деревом для α-цепей гемоглобина.

Компьютерное моделирование системы «хищник — жертва»

Предсказание динамики численности особей различных видов — одна из важных задач экологии. Один из подходов — наблюдение за динамикой численности особей различных видов и получение на этой основе эмпирических закономерностей, позволяющих осуществлять прогноз изменения количества особей. Однако решение этой задачи возможно также на основе математического моделирования и компьютерного анализа.

Один из основоположников применения математического моделирования для анализа экологических систем — французский математик Вольтерра, который в 1931 г. впервые использовал математические методы для анализа динамики численности особей в экологических системах на примере системы «хищник — жертва».

Рассмотрим экологическую систему, содержащую хищника и его жертву (например, жертвы — зайцы, хищники — лисы). Будем предполагать, что зайцы питаются растительной пищей, которая имеется в избытке и не ограничивает их размножения, а лисы питаются только зайцами.

Пусть x — число зайцев, а y — число лисиц на рассматриваемой территории. Так как количество пищи для зайцев не ограничено, можно предположить, что зайцы размножа-

ются со скоростью, пропорциональной их числу. Это означает, что изменение числа зайцев вследствие рождаемости $\Delta x_р$ за время Δt при их начальной численности x описывается соотношением:

$$\Delta x = \varepsilon_р x \Delta t, \qquad (1)$$

где $\varepsilon_р$ — коэффициент рождаемости.

Аналогичным образом можно вычислить изменение числа зайцев $\Delta x_с$ в результате естественной смертности (т. е. без учета их истребления лисицами):

$$\Delta x_с = -\varepsilon_с x \Delta t; \qquad (2)$$

здесь $\varepsilon_с$ — коэффициент естественной смертности. Знак минус в этом выражении взят потому, что число зайцев вследствие смертности уменьшается.

Суммируя (1) и (2), получаем изменение числа зайцев за счет рождаемости и естественной смертности:

$$\Delta x_1 = \Delta x_р + \Delta xc,$$

или

$$\Delta x_1 = (\varepsilon_р - \varepsilon_с) x \Delta t. \qquad (3)$$

Убыль численности зайцев вследствие поедания лисами можно считать пропорциональной произведению числа зайцев (x) и числа лис (y). Это естественно, так как вероятность встречи лис с зайцами тем больше, чем больше численность как лис, так и зайцев в рассматриваемой экологической системе.

С учетом этого изменения числа зайцев в результате их поедания лисами имеет вид:

$$\Delta x_л = -\gamma_1 xy \Delta t; \qquad (4)$$

здесь γ_1 — коэффициент истребления для зайцев.

С учетом соотношений (3) и (4) получаем выражение для изменения числа зайцев под влиянием рождаемости, естественной смертности и конкурентной смертности (вследствие поедания лисами) за время Δt:

$$\Delta x = \Delta x_1 + \Delta x_л = (\varepsilon_р - \varepsilon_с) x \Delta t - \\ - \gamma_1 xy \Delta t. \qquad (5)$$

Из соотношения (5) можно получить скорость изменения числа зайцев $\Delta x \Delta t$:

$$\frac{\Delta x}{\Delta t} \approx \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy; \qquad (6)$$

здесь $\varepsilon_1 = (\varepsilon_р - \varepsilon_с)$ — интегральный коэффициент размножения, представляющий собой разницу между коэффициентами рождаемости и естественной смертности.

Таким же образом можно получить уравнение для скорости изменения числа лисиц:

$$\frac{\Delta y}{\Delta t} = \gamma_2 xy - \varepsilon_2 y. \qquad (7)$$

Член $\gamma_2 xy$ описывает увеличение числа лисиц за счет рождаемости, которая зависит от скорости потребления пищевого ресурса, в данном случае поедания зайцев (что учитывается произведением xy и коэффициентом размножения γ_2). Член $\varepsilon_2 y$ описывает естественную смертность лисиц, которая пропорциональна их численности y с коэффициентом смертности ε_2.

Перейдя в уравнениях (6) и (7) к малому интервалу времени Δt, получим систему из двух дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy,$$
$$\frac{dy}{dt} = \gamma_2 xy - \varepsilon_2 y. \qquad (8)$$

Здесь в левой части находятся производные по времени величин x и y.

Указанная система дифференци-

альных уравнений называется математической моделью Вольтерра для экосистемы «хищник — жертва».

Более реалистична так называемая модель Вольтерра с самоограничением роста популяций хищника и жертвы. Она учитывает, что численность популяции жертвы не может расти до бесконечности даже в отсутствие хищника (по причине ограниченности пищевых и других ресурсов). Аналогичная ситуация отмечается для хищника.

Для учета этого обстоятельства достаточно в правые части системы (8) добавить отрицательные квадратичные члены $\mu_1 x^2$ и $\mu_2 y^2$. Здесь μ_1 и μ_2 — ресурсные коэффициенты для жертвы и хищника. В итоге получаем:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy - \mu_1 x^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = \gamma_2 xy - \varepsilon_2 y - \mu_2 y^2.$$

Решение такой системы дифференциальных уравнений, дающее зависимость величин x и y от времени, удобно проводить на ЭВМ. Для этого можно воспользоваться программой RABBIT (автор В. В. Капитонов). Входные параметры программы следующие:

1) число зайцев в начальный момент времени x_0;

2) число лисиц в начальный момент времени y_0;

3) коэффициент размножения для зайцев ε_1;

4) коэффициент истребления для зайцев γ_1;

5) коэффициент ресурсный для зайцев μ_1;

6) коэффициент размножения для лисиц γ_2;

7) коэффициент смертности для лисиц ε_2;

8) коэффициент ресурсный для лисиц μ_2;

9) время счета T;

10) шаг интегрирования H.

В начале работы программы RABBIT в ответ на ее запросы необходимо ввести конкретные значения этих параметров. При величине шага интегрирования $H > 0,5$ возможна существенная ошибка вычислений, поэтому это ограничение на размер шага не следует нарушать. Число шагов вычисления не должно превышать 5000, поэтому должно выполняться условие $T/H < 5000$.

Результаты моделирования выводятся на дисплей в виде графиков, соответствующих изменению численности хищника и жертвы в зависимости от времени. Если на конкретном варианте компьютера возникают сложности с графической выдачей результатов, соответствующий блок программы может быть заменен на блок табличной формы выдачи результатов, который должен быть написан школьником или учителем.

Рассмотрим примеры применения указанной модели для изучения взаимоотношений в системе «хищник — жертва». На рисунке 9 приведен пример колебательного режима по численности хищника и жертвы во времени. Можно видеть, что первоначальный подъем числа зайцев сопровождается выраженным увеличением числа лисиц. Это естественно, так как рост числа зайцев приводит к увеличению количества пищи для лисиц, что увеличивает скорость их размножения. Однако активное поедание зайцев лисами приводит в дальнейшем к падению численности жертвы. В свою очередь, это приводит к последующему снижению численности хищника. С другой стороны, снижение численности хищника приводит к повышению численности жертвы и последующему росту числа хищника.

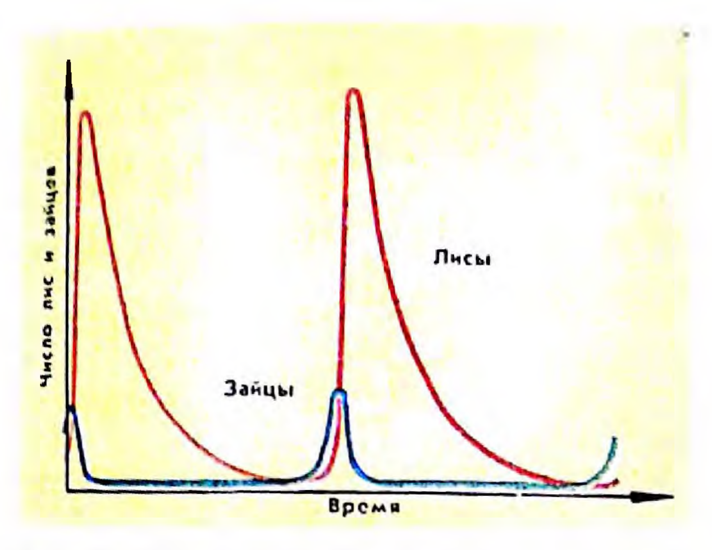


Рис. 9. Колебательный режим в системе «хищник — жертва» (хищник — лисы, жертва — зайцы, *синяя линия*):

начальное число зайцев $X_0=100$; начальное число лис $Y_0=30$; коэффициент размножения зайцев $\varepsilon_1=2$; коэффициент истребления зайцев $\gamma_1=0{,}01$; коэффициент ресурсный для зайцев $\mu_1=0{,}001$; коэффициент размножения лис $\gamma_2=0{,}02$; коэффициент смертности лис $\varepsilon_2=0{,}3$; коэффициент ресурсный для лис $\mu_2=0$; время счета $T=30$; длина шага $H=0{,}1$

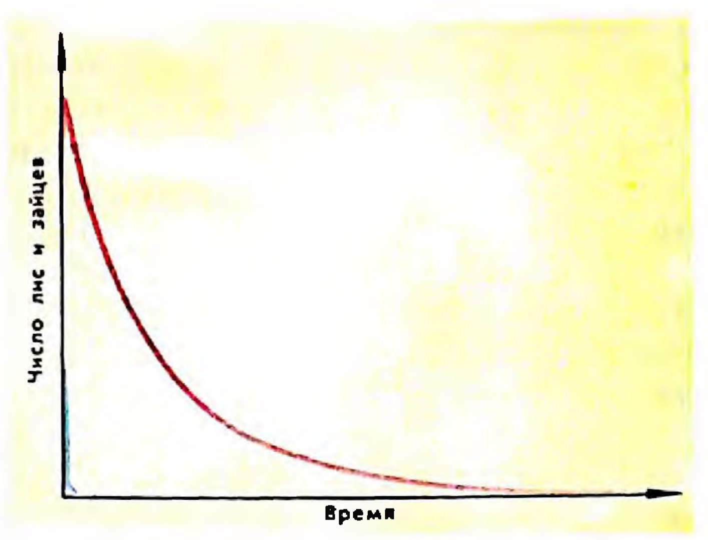


Рис. 10. Режим вымирания в системе «хищник — жертва» (хищник — лисы (*красная линия*), жертва — зайцы (*синяя линия*)):

начальное число зайцев $X_0=100$; начальное число лис $Y_0=200$; коэффициент размножения зайцев $\varepsilon_1=2$; коэффициент истребления зайцев $\gamma_1=0{,}5$; коэффициент ресурсный для зайцев $\mu_1=0{,}01$; коэффициент размножения лис $\gamma_2=0{,}2$; коэффициент смертности лис $\varepsilon_2=0{,}4$; коэффициент ресурсный для лис $\mu_2=0{,}001$; время счета $T=10$; длина шага $H=0{,}01$

Такова природа колебаний численности хищника и жертвы, которые наблюдаются в указанной экосистеме. Эта модель объясняет широко распространенные в различных экосистемах «волны жизни», т. е. периодические колебания численности различных видов животных, о которых говорилось в § 58.

Однако расчеты показывают, что в системе «хищник — жертва» возможен и другой режим, при котором наблюдается очень быстрое уменьшение численности и полное вымирание жертвы и следующее за ним вымирание хищника (рис. 10). Такой режим наблюдается при большой величине коэффициента γ_1, характеризующего смертность жертвы за счет ее поедания хищником, и большой величине коэффициента γ_2, характеризующего размножение хищника. В этой ситуации быстрое уничтожение жертвы хищником приводит к резкому и необратимому падению численности жертвы и последующему вымиранию хищника из-за отсутствия источника питания.

Компьютерный анализ показывает, что возможен также и ряд других динамических режимов в этой простой экологической системе. Их исследованию и выявлению может способствовать самостоятельное решение ряда перечисленных ниже задач на основе программы RABBIT.

Решите задачи.

Задача 1. Проверьте, как меняется амплитуда и период колебаний численности хищника и жертвы при увеличении и уменьшении значений отдельных параметров модели по сравнению с величинами, представленными на рисунке 9.

Задача 2. Проверьте, как меняется скорость вымирания хищника и жертвы при изменениях значений отдельных параметров модели по сравнению с величинами, представленными на рисунке 10.

Задача 3. Исследуйте динамику системы «хищник — жертва» при следующих значениях параметров, указанных в скобках:

1) число зайцев в начальный момент времени (100);

2) число лисиц в начальный момент времени (38);

3) коэффициент размножения для зайцев (3);

4) коэффициент истребления для зайцев (0,03);

5) коэффициент ресурсный для зайцев (0,01);

6) коэффициент размножения для лисиц (0,05);

7) коэффициент смертности для лисиц (0,3);

8) коэффициент ресурсный для лисиц (0,001);

9) время счета (38);

10) шаг интегрирования (0,05).

Выясните, чем качественно отличается поведение экосистемы, наблюдающееся при этих значениях параметров, от поведения, изображенного на рисунках 9 и 10.

Задача 4. Исследуйте динамику системы «хищник — жертва» при следующих значениях параметров, указанных в скобках:

1) число зайцев в начальный момент времени (100);

2) число лисиц в начальный момент времени (38);

3) коэффициент размножения для зайцев (2);

4) коэффициент истребления для зайцев (0,02);

5) коэффициент ресурсный для зайцев (0,01);

6) коэффициент размножения для лисиц (0,01);

7) коэффициент смертности для лисиц (0,3);

8) коэффициент ресурсный для лисиц (0,02);

9) время счета (38);

10) шаг интегрирования (0,05).

Выясните, чем качественно отличается поведение экосистемы, наблюдающееся при этих значениях параметров, от поведения, изображенного на рисунках 9 и 10.

Компьютерный анализ закономерностей межвидовой конкуренции

Рассмотрим экосистему, состоящую из двух видов, конкурирующих друг с другом за один ресурс, жизненно важный для их существования. Например, это могут быть караси и карпы, конкурирующие за ограниченное количество пищи в определенном водоеме.

Математическая модель такой экосистемы напоминает модель Вольтерра:

$$\frac{dx}{dt} = \varepsilon_1 x - \gamma_1 xy - \mu_1 x^2,$$

$$\frac{dy}{dt} = \varepsilon_2 y - \gamma_2 xy - \mu_2 y^2.$$

Здесь x, y — количество карасей и карпов, ε_1 и ε_2 — коэффициенты их размножения. Коэффициенты конкуренции γ_1 и γ_2 учитывают тот факт, что если в пределах данной зоологической ниши два вида используют для своего существования одну и ту же пищу, то они конкурируют за эту пищу, поедая ее. Чем сильнее конкурирует один из видов с другим за пищу, тем меньше ее остается для

существования второго вида, что должно приводить к снижению его численности. Математически это описывается членами γ_1xy и γ_2xy с соответствующими коэффициентами конкуренции γ_1 и γ_2.

Ресурсные коэффициенты μ_1 и μ_2 учитывают тот факт, что даже при отсутствии конкуренции ограниченность различных видов ресурсов, необходимых для существования каждого вида, например пищевых, будет снижать прирост числа его особей тем больше, чем больше их численность. Чем больше величина ресурсного коэффициента, тем меньшей численности может достигать соответствующий вид животных.

Решение такой системы дифференциальных уравнений, дающее зависимость величин x и y от времени, можно проводить на ЭВМ с использованием программы COMPET.

Входными параметрами программы являются следующие:

1) число карпов в начальный момент времени x_0;

2) число карасей в начальный момент времени y_0;

3) коэффициент размножения для карпов ε_1;

4) коэффициент конкуренции для карпов γ_1;

5) коэффициент ресурсный для карпов μ_1;

6) коэффициент размножения для карасей ε_2;

7) коэффициент конкуренции для карасей γ_2;

8) коэффициент ресурсный для карасей μ_2;

9) время счета T;

10) шаг интегрирования H.

При запуске программы COMPET в ответ на последовательность запросов, появляющихся на экране дисплея, необходимо ввести все указанные параметры. Ограничения на время и шаг интегрирования такие же, как в программе RABBIT.

Результаты моделирования выводятся на дисплей в виде графиков, соответствующих численности хищника и жертвы в зависимости от времени.

Рассмотрим примеры применения указанной модели для изучения конкурентных взаимоотношений между видами в единой экологической системе. Расчеты показывают, что в этой системе может реализоваться ряд качественно различных режимов. На рисунке 11 показан режим сосуществования видов в пределах одной экологической ниши. Можно видеть, что начиная с определенного момента в экосистеме устанавливаются постоянные численности особей конкурирующих видов. Это наблюдается при больших величинах ресурсных коэффициентов для каждого из видов (сопоставимых с величинами коэффициентов конкуренции для них). В рассматриваемом случае величина ресурсного коэффициента для карпов ($\mu_1=0{,}02$) равна величине коэффициента конкуренции для них ($\gamma_1=0{,}02$), а величина ресурсного коэффициента для карасей ($\mu_2=0{,}01$) равна коэффициенту конкуренции для них ($\gamma_2=0{,}01$). При большом значении ресурсного коэффициента каждый из видов организмов испытывает большие ограничения на свою численность. Поэтому численность каждого из видов организмов падает, что приводит к исчезновению конкуренции между ними за единый ресурс и обеспечивает возможность устойчивого сосуществования двух видов в пределах одной экологической ниши.

На рисунке 12 приведен другой режим — вытеснение одного вида другим. Можно видеть, что при начальных численностях карпов и ка-

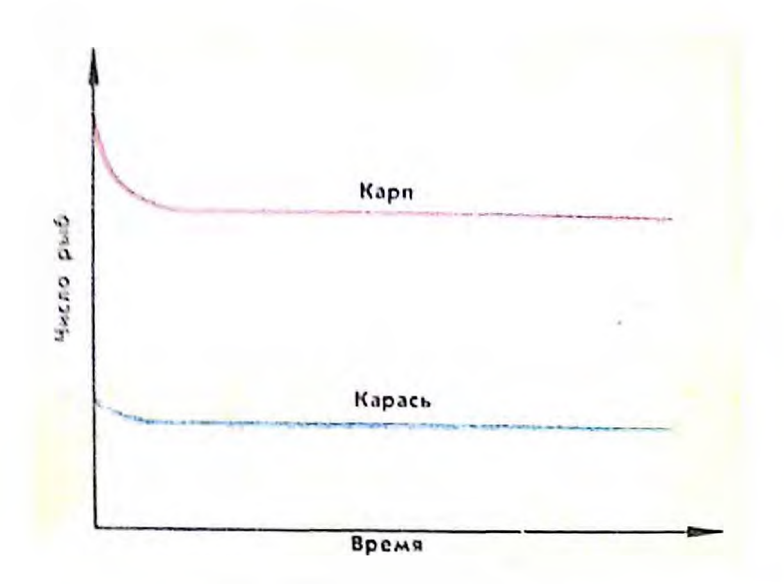


Рис. 11. Режим сосуществования видов в пределах одной экологической ниши:

начальное число карасей $Y_0=200$, начальное число карпов $X_0=100$; коэффициент размножения карпов $\varepsilon_1=2$; коэффициент конкуренции карпов $\gamma_1=0{,}02$; коэффициент ресурсный для карпов $\mu_1=0{,}02$; коэффициент размножения карасей $\varepsilon_2=1$; коэффициент конкуренции карасей $\gamma_2=0{,}01$; коэффициент ресурсный для карасей $\mu_2=0{,}01$; время счета $T=15$; длина шага $H=0{,}01$

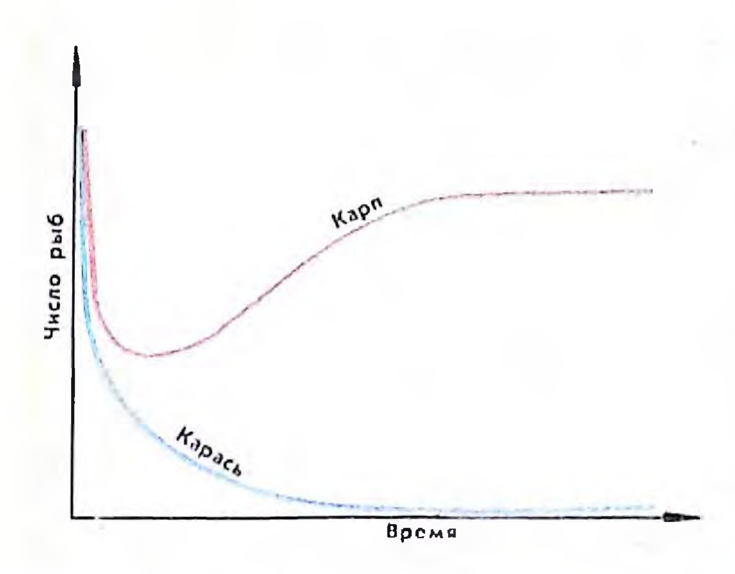


Рис. 12. Режим вытеснения одного вида другим в пределах одной экологической ниши:

начальное число карпов $X_0=100$; начальное число карасей $Y_0=100$; коэффициент размножения карпов $\varepsilon_1=0{,}8$; коэффициент конкуренции капров; $\gamma_1=0{,}02$; коэффициент ресурсный для карпов $\mu_1=0{,}01$; коэффициент размножения карасей $\varepsilon_2=0{,}7$; коэффициент конкуренции карасей $\gamma_2=0{,}02$; коэффициент ресурсный для карасей $\mu_2=0{,}01$; время счета $T=15$; длина шага $H=0{,}01$

расей, равных 100 особям, через определенное время в экологической нише остаются только карпы. Это обусловлено следующими причинами. Во-первых, в данном случае ресурсные коэффициенты для карпа и карася ($\mu_1=0{,}01$ и $\mu_2=0{,}01$) в 2 раза меньше, чем коэффициенты конкуренции ($\gamma_1=0{,}02$ и $\gamma_2=0{,}02$). Это означает, что ограничения на численность видов со стороны ресурсных коэффициентов невелики. Напротив, влияние конкурентных взаимоотношений в этом случае существенно больше. И в конкуренции побеждает тот вид (в данном случае карп), который имеет более высокий коэффициент размножения. Для карасей коэффициент размножения $\varepsilon_1=0{,}07$, тогда как коэффициент размножения карпа $\varepsilon_2=0{,}05$, в связи с чем именно карпы побеждают в конкуренции, вытесняя карасей из общей экологической ниши.

Компьютерный анализ показывает, что возможен также и ряд других динамических режимов в этой простой экологической системе. Их исследованию и выявлению может способствовать самостоятельное решение ряда перечисленных ниже задач на основе программы COMPET.

Решите задачи.

Задача 1. Проверьте, как меняется динамика численности особей конкурирующих видов в рассматриваемой системе при увеличении и уменьшении значений отдельных параметров модели по сравнению с величинами, представленными на рисунке 11.

Задача 2. Проверьте, как меняется динамика численности особей

конкурирующих видов в рассматриваемой системе при увеличении и уменьшении значений отдельных параметров модели по сравнению с величинами, представленными на рисунке 12.

Задача 3. Исследуйте динамику численности особей конкурирующих видов в системе при следующих значениях параметров, указанных в скобках:

1) число карпов в начальный момент времени (80);

2) число карасей в начальный момент времени (100);

3) коэффициент размножения для карпов (3);

4) коэффициент конкуренции для карпов (0,01);

5) коэффициент ресурсный для карпов (0,02);

6) коэффициент размножения для карасей (1);

7) коэффициент конкуренции для карасей (0,02);

8) коэффициент ресурсный для карасей (0,02);

9) время счета (15);

10) шаги интегрирования (0,01).

Выясните, чем качественно отличается поведение экосистемы, наблюдающееся при этих значениях параметров, от поведения, изображенного на рисунках 11 и 12.

Лабораторная работа № 1

Тема. Устройство световых микроскопов и техника микроскопирования.

Цель. На основе знания устройства светового микроскопа освоить технику микроскопирования и приготовления временных микропрепаратов. Ознакомиться с правилами оформления лабораторной работы.

Оборудование. Микроскоп на каждого учащегося. Предметные и покровные стекла, пипетки, стаканчики с водой, вата, пинцеты, ножницы, тетрадь, альбом. Таблица: схема устройства микроскопа и его частей.

Ход работы.

Рассмотрите основные части микроскопа: механическую, оптическую и осветительную.

К механической части относятся штатив, предметный столик, тубус, револьвер, макро- и микрометрический винты. Оптическая часть микроскопа представлена окулярами и объективами. Окуляр (лат. oculus — глаз) находится в верхней части тубуса и обращен к глазу. Это система линз, заключенных в гильзу. По цифре на верхней поверхности окуляра можно судить о кратности его увеличения (×7, ×10, ×15). Окуляр можно вынимать из тубуса и заменять по мере надобности другим. На противоположной стороне тубуса найдите вращающуюся пластину, или револьвер (лат. revolvo — вращаю), в которой имеются три гнезда для объективов. Объектив — это тоже система линз, они имеют различную кратность. Различают объектив малого увеличения (×8), объектив большого увеличения (×40) и иммерсионный объектив, используемый для изучения наиболее мелких объектов (×90).

Общее увеличение микроскопа равно увеличению окуляра, умноженному на увеличение объектива.

Осветительная часть состоит из зеркала, конденсора и диафрагмы. Конденсор находится между зеркалом и предметным столиком. Он состоит из 2—3 линз. Для перемещения конденсора существует винт,

расположенный кпереди от микро- и макрометрического винтов. При опускании конденсора освещенность уменьшается, при поднимании увеличивается.

Меняя положение пластинок диафрагмы, с помощью специальной ручки можно также регулировать освещенность.

Схематически зарисуйте в альбом микроскоп и пометьте его части.

Правила работы с микроскопом.

1. Установите микроскоп штативом к себе, предметным столиком от себя.

2. Поставьте в рабочее положение объектив малого увеличения. Когда объектив займет центрированное положение, в револьвере сработает устройство-защелка (слышится легкий щелчок).

3. Глядя в окуляр левым глазом, вращайте зеркало в разных направлениях, пока поле зрения не будет освещено ярко и равномерно.

4. Положите на предметный столик приготовленный препарат (покровным стеклом вверх), чтобы объект находился в центре отверстия предметного столика.

5. Под контролем зрения медленно опустите тубус с помощью макровинта, чтобы объектив находился на расстоянии 2 мм от препарата.

6. Смотрите в окуляр и одновременно медленно поднимайте тубус до тех пор, пока в поле зрения не появится изображение объекта.

7. Для того чтобы перейти к рассмотрению объекта при большом увеличении микроскопа, необходимо отцентрировать препарат, т. е. поместить объект в центр поля зрения.

8. Вращая револьвер, переведите в рабочее положение объектив большого увеличения.

9. Опустите тубус под контролем глаза (смотрите не в окуляр, а сбоку) почти до прикосновения с препаратом.

10. Глядя в окуляр, медленно поднимайте тубус, пока не появится изображение.

11. Для тонкой фокусировки используйте микрометрический винт.

12. При зарисовке препарата смотрите в окуляр левым глазом.

Перепишите правила работы с микроскопом в тетрадь для лабораторных работ.

Методика приготовления временного препарата.

Возьмите предметное стекло, держа его за боковые грани, и положите на стол. Поместите в центр стекла объект, например кусочки ваты длиной 1,5 см. Затем пипеткой нанесите на объект одну каплю воды.

После этого возьмите покровное стекло (обязательно за боковые грани, иначе оставите отпечатки пальцев на поверхности) и положите его сверху на предметное стекло. Рассмотрите готовый препарат под микроскопом.

Зарисуйте в альбом, как выглядят волокна ваты под микроскопом при малом и большом увеличении. Затем отрежьте ножницами часть, примерно 3 см, разрежьте пополам и положите на предметное стекло. Сделав перекрест, капните каплю воды и накройте покровным стеклом. Рассмотрите препарат под микроскопом. Найдите изображение и зарисуйте его в альбом при малом увеличении. Переместите в рабочее положение объектив большого увеличения, найдите изображение. Сравните размеры объекта при разных увеличениях и зарисуйте в альбом, правильно отразив имеющиеся различия.

Правила оформления лабораторной работы.

Необходимым элементом микроскопического изучения объекта яв-

ляется его зарисовка в альбом; лучше иметь альбом формата 30×21 см и карандаш (простой и цветные).

1. Рисовать можно только на одной стороне листа.

2. До начала зарисовки вверху страницы надо записать название темы.

3. Рисунок должен быть крупным, детали хорошо различимы.

4. Главное требование к рисунку: правильное отображение формы; соотношения объема и размеров отдельных частей и целого. Сначала нарисуйте общий контур объекта (крупно), затем внутри контура наметьте контуры остальных деталей и после этого четко вырисовывайте их.

5. Рисуйте не абстрактно, а точно, повторяя все линии объекта. Для этого надо учиться не отрывать глаз от микроскопа, а только переключать внимание с объекта на рисунок (это довольно трудно и требует тренировки).

6. Вокруг рисунка не нужно рисовать контуры поля зрения микроскопа.

7. К каждому рисунку дать обозначение его частей. Надписи выполняются только простым карандашом. Все надписи должны быть параллельны друг другу. К отдельным частям объекта ставят стрелочки, против каждой пишут название.

8. Если работа выполнена правильно, в конце занятия ее подписывает преподаватель. Если работа не соответствует представленным требованиям, ее необходимо переделать.

Для выполнения лабораторных работ каждый ученик должен иметь кроме альбома еще тетрадь для записи текстового материала и выполнения схем.

Лабораторная работа № 2

Тема. Особенности строения клеток прокариот и эукариот. Клетки растений и животных.

Цель. На основе изучения клеток бактерий (прокариот), растений и животных (эукариот) показать основные отличия в строении клеток прокариот и эукариот, а также обнаружить основные черты сходства в строении клеток бактерий, животных и растений как показатель единства организации живых форм.

Оборудование. Микроскоп на каждого учащегося, предметные и покровные стекла, пипетки, настой иода, стаканы с водой, пинцеты, скальпели, водные растворы туши, готовые препараты бактерий, фуксина, метиленового синего, настой различных естественных материалов (мяса, рыбы, овощей и др.), пленка лука или лист элодеи, эпителий кожи лягушки или другая животная ткань. Таблица строения бактериальных, растительных, животных клеток.

Ход работы.

Для изучения морфологии бактерий следует заранее приготовить настой из различных естественных материалов: мяса, рыбы, белка яйца, навоза, сена и др. Небольшое количество материала измельчают, помещают в колбу, на кончик скальпеля добавляют немного мела и заливают водопроводной водой на 2/3 объема. Колбу с настоем выдерживают в термостате при 25—28 °С или в теплом помещении в темноте 3—5 дней. За это время в среде накапливается масса разнообразных бактерий.

На предметное стекло поместите каплю настоя, наиболее богатого

микрофлорой (обычно это настой мяса, рыбы, навоза). Приготовьте временный препарат по правилам, представленным в предыдущей лабораторной работе. Препарат рассмотрите, пользуясь объективом ×40, но можно попробовать и ×90. Просматривая препараты, делайте зарисовки бактерий, обращая внимание на форму, взаимное расположение клеток и на соотношения размеров бактерий при разном увеличении микроскопа. Добавив в каплю настоя тушь, можно приготовить негативный тушевой препарат. В поле зрения микроскопа на общем темном фоне туши отчетливо видны неокрашенные клетки бактерий.

Для более детального изучения морфологии бактерии лучше иметь постоянные препараты чистых культур бактерий. Сложные рецепты их приготовления имеются в специальной литературе. При их наличии можно увидеть, что настоящего ядра у бактерий нет, а имеется скопление хромосом, видны жировые включения, у некоторых бактерий видна капсула, представленная слизистым слоем, жгутики и т. д.

После рассмотрения и зарисовки клеток бактерий приготовьте временные препараты растительной и животной клеток. Для этого отделите от кусочка луковицы мясистую чешуйку. На внутренней стороне ее находится тонкая пленка. Снимите ее пинцетом и отрежьте ножницами кусочек пленки размером несколько квадратных миллиметров. Положите этот кусочек на предметное стекло, наберите пипеткой раствор иода, капните каплю иода на пленку и накройте покровным стеклом. Рассмотрите препарат при малом увеличении. Будет видна на препарате группа вытянутых, почти прямоугольных клеток. Крупные округлые ядра в клетках окрашены иодом в желтый цвет.

Переведите микроскоп на большое увеличение и найдите оболочку клетки. В ядре можно заметить 1—2 ядрышка, иногда видна зернистая структура цитоплазмы. Неокрашенные пустоты в цитоплазме клеток представляют собой вакуоли.

Зарисуйте несколько клеток. Обозначьте: 1) оболочку; 2) цитоплазму; 3) ядро; 4) вакуоли (если они видны).

Если затем приготовить препарат листа элодеи, можно увидеть множество округло-овальных телец зеленого цвета. Это пластиды, точнее — хлоропласты. Ядра в неокрашенных клетках не видны.

Небольшой участок кожи лягушки, взятый кончиком скальпеля, поместите в раствор красителя на 15—20 мин. Затем положите предметное стекло и приготовьте препарат. Рассмотрите при малом и большом увеличении микроскопа. В поле зрения увидите многоугольные клетки с тонкими оболочками. В центре клеток расположены ядра округлой формы. Зарисуйте в альбоме несколько клеток. На рисунке должны быть обозначены: 1) оболочка; 2) цитоплазма; 3) ядро.

Проведите совместное обсуждение увиденного. Какие положения клеточной теории можно подтвердить результатами проведенной работы?

Лабораторная работа № 3

Тема. Обнаружение белков, углеводов и липидов в биологических объектах.

Цель. Доказать присутствие в биологических объектах таких важных органических веществ, как белки, углеводы, липиды.

I. Реакции на белки.

Оборудование. Штатив с пробирками, капельница, пипетка вместимостью 1 мл, водяная баня. Раствор яичного белка, 10%-ный раствор гидроокиси натрия, 1%-ный раствор сульфата меди, нингидрин (0,5%-ный водный раствор), азотная кислота (концентрированная), 10%-ный раствор едкого натра.

Биуретовая реакция на определение пептидной связи. Метод основан на способности пептидной связи в щелочной среде образовывать с сульфитом меди окрашенные комплексные соединения.

Ход работы.

В пробирку вносят 5 капель 1%-ного раствора яичного белка (белок куриного яйца фильтруют через марлю, затем разводят дистиллированной водой 1:10), три капли 10%-ного раствора гидроокиси натрия и одну каплю 1%-ного раствора сульфата меди и перемешивают. Содержимое пробирки приобретает сине-фиолетовое окрашивание.

Нингидриновая реакция. Белки, полипептиды и свободные аминокислоты дают с нингидрином синее или фиолетовое окрашивание.

Ход работы.

К пяти каплям 1%-ного раствора яичного белка приливают 5 капель 0,5%-ного водного раствора нингидрина и нагревают до кипения. Через 2—3 мин развивается розовое или сине-фиолетовое окрашивание.

Ксантопротеиновая реакция (греч. xantos — желтый). С помощью этой реакции в белке обнаруживают циклические аминокислоты, имеющие в составе бензольные кольца, например триптофан, тирозин и др.

Ход работы.

К 5 каплям 1%-ного раствора яичного белка добавьте 3 капли концентрированной азотной кислоты (осторожно!) и нагревайте. Появится осадок желтого цвета. После охлаждения в пробирку добавьте 5—10 капель 10%-ного раствора едкого натра до появления оранжевого окрашивания (оно связано с образованием натриевой соли этих нитросоединений).

II. Реакции на углеводы.

Оборудование. Штатив с простыми пробирками, пипетки емкостью 1 мл, водяная баня, 1%-ный раствор крахмала, 1%-ный раствор сахарозы, 1%-ный раствор фруктозы, 1%-ный раствор иода, растворенного в иодиде калия, α-нафтол, 0,5 г α-нафтола, растворенного в 50 мл спирта (перед употреблением разведенного в 5 раз водой), тимол, 1%-ный спиртовой раствор. Серная кислота концентрированная, реактив Селиванова: 0,5 г резорцина, растворенного в 100 мл 20%-ной соляной кислоты.

Обнаружение крахмала.

Ход работы.

В пробирку вносят 10 капель 1%-ного раствора крахмала и одну каплю 1%-ного раствора иода в иодиде калия. Наблюдается сине-фиолетовое окрашивание.

Обнаружение углеводов.

С помощью реакции с α-нафтолом или тимолом обнаруживаются незначительные количества углеводов или углеводных компонентов в сложных соединениях.

Ход работы.

В две пробирки вносят по 10 капель 1%-ного раствора сахарозы. Затем в одну из них добавляют 3 капли 1%-ного спиртового раствора α-нафтола, а в другую — такое же количество 1%-ного спиртового раствора тимола. В обе пробирки (осторожно!) налейте по 0,5 мл концентрированной серной кислоты и на границе двух жидкостей наблюдайте фиолетовое окрашивание в пробирке с α-нафтолом и красное в пробирке с тимолом.

Обнаружение фруктозы (реакция Селиванова). Фруктоза при нагревании с соляной кислотой и резорцином дает вишнево-красное окрашивание.

Ход работы.

В пробирку налейте 10 капель реактива Селиванова и 2 капли 1%-ного раствора фруктозы и осторожно нагрейте (появится красное окрашивание).

III. Реакция на липиды.

Оборудование. Штатив с пробирками, водяная баня, пипетки на 1 мл, стеклянные стаканчики, стеклянные палочки, марля. Лецитин, спиртовой раствор (желток куриного яйца), холестерин, 1%-ный хлороформный раствор, концентрированная серная кислота, ацетон.

Обнаружение лецитина. Лецитин относится к группе фосфолипидов, входит в состав клеточных оболочек. Составляет основную массу мозговой ткани.

Ход работы.

В сухую пробирку налейте 10 капель ацетона, в стаканчик положите 1/2 желтка куриного яйца и, помешивая палочкой, по каплям прилейте 40 мл горячего спирта. После того как раствор остынет, отфильтруйте его в сухую пробирку. Фильтрат должен быть прозрачным. Реактив готовьте перед употреблением. Выпадает белый осадок.

Обнаружение холестерина. Холестерин — жироподобное вещество, для организма имеет очень важное значение. Входит в мембраны многих органов и тканей, является предшественником желчных кислот, витамина D, половых гормонов, гормонов коры надпочечников. В основе реакции лежит его способность отдавать воду и конденсироваться в окрашенные соединения.

Ход работы.

В сухую пробирку прилейте 10 капель 1%-ного хлороформного раствора холестерина и (осторожно!) по стенке сосуда налейте 0,5 мл концентрированной серной кислоты, встряхните (осторожно!). Отмечается появление красно-оранжевого окрашивания верхнего хлороформного слоя.

Лабораторная работа № 4

Тема. Доказательства функционирования белков как биокатализаторов (ферментов).

Цель. Доказать каталитическое действие белков-ферментов, показать их высокую специфичность, а также наивысшую активность в физиологической среде.

Оборудование. Штатив с пробирками, пипетки на 1 мл, водяная баня, термостат, 1%-ный раствор крахмала, раствор сахарозы, 1%-ный раствор иода в иодиде калия, 5%-ный раствор сульфата меди, 10%-ный раствор гидроокиси натрия, 2%-ный раствор сахарозы, 0,2%-ный раствор соляной кислоты.

Ход работы.

I. *Ферментативный гидролиз крахмала.* В качестве фермента, гидролизующего крахмал на его составные части (мальтозу, глюкозу), выступает амилаза слюны. Оценка результатов опытов проводится с помощью цветных реакций с иодом и реакции Троммера. Негидролизованный крахмал дает синее окрашивание с иодом и отрицательную реакцию Троммера. Соответственно продукты гидролиза крахмала не дают реакции с иодом, но положительно реагируют на реактив Троммера.

В две пробирки налейте по 10 капель 1%-ного крахмала. В одну из них (пробирка № 1) внесите 4 капли воды (контроль), а во вторую (пробирка № 2) — 4 капли раствора слюны, разведенной в 5 раз. Перемешайте и поставьте в термостат или водяную баню на 15 мин при 37 °С. Затем из пробирки возьмите 4 капли исследуемого вещества, которые внесите в две разные пробирки. В одну из них добавьте одну каплю 1%-ного раствора иода в иодиде калия, а в другую — одну каплю 5%-ного раствора сульфата меди и 4 капли 10%-ного раствора гидроокиси натрия и осторожно нагрейте до кипения (реакция Троммера). Аналогичную процедуру выполните с содержимым пробирки № 2. Результат должен показать, что в присутствии воды гидролиза крахмала не происходит и реакция с иодом должна быть положительной, а реакция Троммера — отрицательной (гидрат окиси меди — голубой цвет), тогда как в присутствии амилазы слюны результаты должны быть противоположными, поскольку произошел гидролиз крахмала.

Нет реакции с иодом и произошло окрашивание в кирпично-красный цвет (закись меди) в реакции Троммера.

II. *Специфичность действия ферментов.* Каждый фермент действует только на одно вещество или группу сходных субстратов, что обусловлено соответствием структуры фермента, точнее — его активного центра и структуры субстрата. Например, амилаза действует только на крахмал, сахараза — только на сахарозу.

Приготовление сахарозы: палочку дрожжей (100 г) разотрите и залейте водой (400 мл). Через 2 ч отфильтруйте и храните в холодильнике. В две пробирки (№ 1 и 2) внесите по 10 капель 1-ного раствора крахмала, в две другие (№ 3 и 4) — по 10 капель 2%-ного раствора сахарозы. Затем в пробирки № 1 и 3 добавьте по 4 капли раствора слюны, разведенного в 5 раз, а в пробирки № 2 и 4 — такое же количество раствора сахарозы. Перемешайте и оставьте в термостате на 15 мин при температуре 37 °С. После этого с содержимым всех четырех пробирок осуществите реакции с иодом и Троммера. Результаты занесите в таблицу.

Определение специфичности действия ферментов

Номер пробирки	Субстрат	Фермент	Реакция с иодом	Реакция Троммера
1	Крахмал	Амилаза		
2	То же	Сахараза		
3	Сахараза	Амилаза		
4	То же	Сахараза		

В выводах следует отметить, в какой пробирке и при каких условиях обнаружено действие фермента и почему.

III. *Влияние pH среды на активность ферментов.* Для каждого фермента существует определенное значение реакции среды, при котором он проявляет наивысшую активность. Изменение pH вызывает снижение или полное торможение деятельности фермента.

В 8 пробирок прилейте по 1 мл дистиллированной воды, а затем в пробирку № 1 внесите 1 мл 0,2%-ного раствора соляной кислоты, перемешайте, отберите из нее 1 мл смеси и перенесите в пробирку № 2. Перемешайте, отлейте 1 мл и перенесите в пробирку № 3 и т. д. Из пробирки № 8 отберите 1 мл и вылейте, таким образом получите различные pH среды. После этого в каждую пробирку добавьте по 2 мл 1%-ного раствора крахмала и по 1 мл раствора слюны, разведенного 1:10. Пробирки встряхните и поставьте в термостат на 15 мин при 37° С. Затем охладите и добавьте во все пробирки по одной капле 1%-ного раствора иода в иодиде калия.

Полный гидролиз крахмала произойдет в пробирках № 5 и 6, где pH среды раствора находится в пределах 6,8—7,2, т. е. оптимальных для действия амилазы.

Лабораторная работа № 5

Тема. Выделение дезоксинуклеопротеида из ткани селезенки (печени). Качественная реакция на ДНК.

Цель. Доказать, что в большом количестве нуклеиновые кислоты содержатся в виде соединения с белками (дезоксинуклеопротеид — ДНП), в тканях, богатых ядрами (селезенка, печень, зобная железа).

Оборудование. Штатив с пробирками, ступка с пестиком, стеклянный порошок, пипетка, кристаллизатор, мерные цилиндры на 50 и 300 мл, пипетки вместимостью 1 мл, деревянные палочки с насечками, водяная баня, марля для фильтрования, хлорид натрия, 5%-ный раствор, содержащий 0,04% трехзамещенного нитрата натрия, 0,4%-ный раствор гидроксида натрия, дифениламиновый реактив (1 г дифениламина растворить в 100 мл ледяной уксусной кислоты, к раствору прибавить 2,75 мл концентрированной серной кислоты), селезенка (печень) свежая или мороженая. РНК дрожжевая, свежеприготовленный 0,1%-ный раствор.

Ход работы.

1. *Выделение дезоксинуклеопротеида (ДНП) из ткани селезенки (печени).* Метод основан на способности ДНП растворяться в солевых растворах большой ионной силы и выпадать в осадок при снижении их концентрации.

2—3 г ткани селезенки тщательно разотрите в ступке со стеклянным порошком, постепенно небольшими порциями приливая 35—40 мл раствора хлорида натрия. Полученный вязкий раствор профильтруйте через два слоя марли в малый кристаллизатор. Цилиндром отмерьте шестикратный (по отношению к фильтрату) объем дистиллированной воды и медленно вылейте ее в фильтрат. Образовавшиеся нити ДНП осторожно наматывайте на деревянную палочку, перенесите в пробирку для использования в последующей работе.

2. *Качественная реакция на ДНК.* Метод основан на способности дезоксирибозы, входящей в ДНК дезоксирибонуклеопротеида, образовы-

вать соединения синего цвета с дифениламином при нагревании в среде, содержащей смесь ледяной уксусной и концентрированной серной кислот. С рибозой РНК аналогичная реакция дает зеленое окрашивание.

К 1/4 части осадка ДНП прилейте 1 мл 0,4%-ного раствора гидроксида натрия (до растворения). Добавьте 0,5 мл дифениламинового реактива. Содержание пробирки перемешайте и поставьте на кипящую водяную баню (15—20 мин). Аналогичную реакцию выполните в другой пробирке с 1 мл раствора РНК.

Отмечается характерное окрашивание в пробах.

Лабораторная работа № 6

Тема. Физиологические свойства клеточной мембраны.

Цель. Показать, что клеточная мембрана обладает избирательной проницаемостью. Наглядно продемонстрировать роль мембраны в процессе фагоцитоза и пиноцитоза, а также ознакомиться с плазмолизом клетки — процессом отделения протопласта (содержимого клетки) от клеточных стенок.

Оборудование. Микроскопы, покровные и предметные стекла, скальпели, препаровальные иглы, стаканчики для воды и растворов, фильтровальная бумага, пипетки, тушь. Культура инфузорий или культура ткани на питательной среде, культура амеб, кусочки растения элодеи. Растворы хлористого натрия или хлористого калия, растворы хлористого кальция или хлористого магния, 2%-ный раствор альбумина, 10%-ный раствор хлорида натрия, дистиллированная вода.

Ход работы.

1. В слабый раствор хлористого натрия или калия поместите инфузории или кусочки культивируемой ткани. Приготовьте препарат для микроскопа. Можно увидеть сморщивание клеток, указывающее на проницаемость клеточной оболочки. В данном случае вода из клетки выходит в окружающую среду. Перенесите клетки в каплю дистиллированной воды или оттяните из-под покровного стекла раствор при помощи фильтровальной бумаги и замените его на дистиллированную воду. Пронаблюдайте, как клетки набухают вследствие поступления в них воды.

Поместите инфузории или кусочки культивируемой ткани в раствор хлористого кальция или хлористого магния небольшой концентрации (такой же, как и предыдущий раствор). Инфузории, как и культивируемые клетки, продолжают жить, какихлибо деформаций не наблюдается. Ионы кальция и магния понижают проницаемость клеточной оболочки, в противоположность ионам калия и натрия. Передвижения воды через оболочку не происходит.

2. Поместите амеб в каплю 2%-ного раствора альбумина (белок куриного яйца). Приготовьте препарат для микроскопа. Через некоторое время на поверхности амеб начинают образовываться пузырьки, выпячивания, канальцы. Создается впечатление, что поверхность амеб «кипит». Это сопровождается интенсивным движением жидкости у поверхности мембраны. Пузырьки жидкости окружаются выступами цитоплазмы, которые затем смыкаются. Пиноцитозные пузырьки иногда появляются

внезапно, что говорит о быстром захвате капельки жидкости вместе с растворимым в ней веществом.

Поместите амеб в раствор сахара. Пиноцитоз отсутствует. Пиноцитоз вызывают лишь вещества, понижающие поверхностное натяжение клеточной оболочки, например аминокислоты, некоторые соли. В каплю жидкости, в которой находятся амебы, введите немного мелкорастертой туши. Приготовьте препарат для микроскопа. Через некоторое время амебы начинают медленно передвигаться в сторону крупинок туши, выпуская псевдоподии (ложноножки). Крупинки туши прикрепляются к поверхности псевдоподий, затем медленно окружаются ими и через некоторое время оказываются погруженными в цитоплазму. Под микроскопом наблюдаете явление фагоцитоза у амебы.

3. Приготовьте микропрепарат из листа элодеи. Нанесите на один край покровного стекла каплю 10%-ного хлорида натрия, а с противоположной стороны положите полоску фильтровальной бумаги, которая впитает часть воды. Наблюдайте за состоянием цитоплазмы в клетках при большом увеличении микроскопа. Вода из цитоплазмы клетки будет переходить в окружающую среду. Объем цитоплазмы при этом уменьшится, и она начнет отходить от клеточных стенок. Постепенно цитоплазма примет форму шара. Это явление называется *плазмолизом*. Если после этого под покровное стекло добавить дистиллированную воду, она начнет поступать в цитоплазму, которая в результате займет прежний объем. Это явление называется *деплазмолизом*.

В цитоплазме клеток элодеи видно множество округло-овальных телец зеленого цвета — это хлоропласты. Рассмотрите клетки вблизи центральной жилки листа. В них можно обнаружить движение цитоплазмы и пластид вдоль стенок. Если движение малозаметно, подогрейте препарат под электролампой.

Зарисуйте в альбом все, что вы видели на микропрепаратах. Совместно, группой, обсудите увиденные процессы, попробуйте дать им объяснение.

Лабораторная работа № 7

Тема. Изучение морфологии и подсчет хромосом на временных препаратах из корешков кормовых бобов.

Цель. Увидеть хромосомы на приготовленных препаратах, изучить их морфологию, потренироваться в приготовлении давленых препаратов.

Оборудование. Фиксированные корешки кормовых бобов (фиксатор — смесь Лилли: этиловый 96%-ный спирт 75 мл, уксусная кислота ледяная 25 мл), микроскопы, лезвия бритвы, фильтровальная бумага, спиртовки, препаровальные иглы, ацетокармин, 45%-ная уксусная кислота.

Ход работы.

1. Корешки длиной 0,5 см поместите на предметное стекло в каплю ацетокармина и лезвием бритвы сделайте поперечный срез кончика корешка.

2. Срез в красителе накройте покровным стеклом и несколько раз подогрейте над пламенем спиртовки.

3. Постепенно фильтровальной бумагой отберите кармин, замените его на уксусную кислоту. Срез разда-

вите и осторожно распределите клетки в один слой. Чтобы результат был более точным, надо приготовить несколько препаратов.

4. Определите на препарате клетки, где хромосомы будут видны наиболее хорошо.

5. Подберите наибольшее увеличение микроскопа (лучше поставить иммерсионный объектив), поставьте под объектив одну из отобранных клеток, рассмотрите в определенном порядке хромосомы. Особенно внимательно следует рассматривать места соприкосновения хромосом и стараться точно определить границы каждой из них.

6. Сделайте контурный рисунок всех хромосом клетки, а затем постарайтесь зарисовать каждую хромосому отдельно, дайте ей порядковый номер. Последняя цифра покажет число хромосом в клетке.

7. Зарисуйте и подсчитайте хромосомы в пяти различных срезах исследуемого объекта. Если число хромосом в разных клетках совпадает, можно принять их за диплоидный набор (2 n), типичный для этого растения.

Проведенное исследование дает возможность сделать вывод о морфологических особенностях хромосомного набора.

Лабораторная работа № 8

Тема. Гигантские хромосомы в слюнных железах личинок комара хирономуса (мотыль).

Цель. Рассмотреть гигантские (политенные) хромосомы как результат многократного увеличения тонких структур (хромонем) без увеличения числа хромосом.

Оборудование. Микроскопы, предметные и покровные стекла, часовые стекла, препаровальные иглы, лезвие бритвы, пипетки, фильтровальная бумага, ацетокармин, 95%-ная уксусная кислота, личинки комара хирономуса.

Ход работы.

Поместить личинку хирономуса на предметное стекло в каплю воды. Тело личинки состоит из сегментов, первый из которых — голова. Задний конец тела заканчивается псевдоподиями (ложноножками). Слюнные железы под вторым и третьим сегментами личинки. Сделайте разрез между третьим и четвертым сегментами. Из отрезанного переднего конца выдавите иглой две бесцветные прозрачные железы, которые имеют 2—5-лопастную форму. По краям железы видны клетки с очень крупными ядрами. Зарисуйте общий вид железы.

Перенесите железу в ацетокармин на часовое стекло, накройте вторым часовым стеклом и поставьте в термостат с температурой 37 °С на 45 мин или на 1 ч. Окрашенную железу перенесите на предметное стекло в каплю 95%-ной уксусной кислоты (переносить следует пипеткой или иглой), накройте покровным стеклом. Затем круговыми движениями тупого конца препаровальной иглы по стеклу над препаратом раздавите его. Рассмотрите и зарисуйте гигантские (политенные) хромосомы.

Политения (греч. poly — много) — это воспроизведение в хромосомах тонких структур (хромонем), количество которых может увеличиваться многократно, достигая 1000 и более, без увеличения числа хромосом. Хромосомы приобретают гигант-

ские размеры, характерные для слюнных желез двукрылых.

После приготовления препарата при малом увеличении микроскопа найти картину, где хромосомы расправлены лучше, т. е. в центре поля зрения микроскопа должен лежать хорошо окрашенный узел — *хромоцентр*. В нем соединяются центромеры всех хромосом. От него отходят в виде лент хромосомы. После схематической зарисовки общей картины необходимо перевести микроскоп на большое увеличение и зарисовать участки гигантской хромосомы. Особенно тщательно надо вырисовать строение отдельных дисков: они более темные (место расположения генов). В некоторых местах хромосомы можно обнаружить утолщения — *пуффы*. В этих местах идет интенсивный синтез РНК.

Лабораторная работа № 9

Тема. Митоз в клетках корешка лука.

Цель. На самостоятельно приготовленном препарате корешка лука убедиться в наличии фаз митотического деления. Во время изучения препарата подтвердить свои знания об этом процессе.

Оборудование. Микроскопы, предметные и покровные стекла, скальпели, препаровальные иглы, спиртовка, репчатый лук, ледяная уксусная кислота, спирт, краситель (ацетокармин, ацетоорсеин, метиленовый синий или синие чернила), фильтровальная бумага.

Ход работы.

Отрежьте скальпелем самые кончики корешков длиной 0,5—0,7 см. Поместите отрезанные кончики корешков в фиксатор (ледяная уксусная кислота и спирт в соотношении 1:3). Поставьте их в темное место на 24 ч. (Все это надо приготовить до лабораторной работы.) Красителем клеток корешков могут служить ацетокармин, ацетоорсеин или метиленовый синий. Для приготовления ацетоорсеина в 45 мл ледяной уксусной кислоты, доведенной до кипения, добавляют 1 г орсеина. Раствор охладите и добавьте к нему 55 мл дистиллированной воды. Затем положите один корешок на предметное стекло. Нанесите на него 2—3 капли красителя. Слегка подогрейте препарат с красителем над спиртовкой. Повторите 2—3 раза. Промойте препарат. Для этого капните 2—3 капли воды с одной стороны и оттяните воду с красителем фильтровальной бумагой с другой стороны препарата.

Кончик корешка окрашен темнее, чем вся остальная часть. Отрежьте скальпелем этот кончик и положите на предметное стекло. Осторожно накройте покровным стеклом. Тупым концом препаровальной иглы сделайте с небольшим нажимом круговые движения по покровному стеклу над кончиком корешка. (Препарат, приготовленный таким образом, называется давленым.) Установите препарат под микроскопом. Найдите делящиеся клетки на разных стадиях митоза. Крупно нарисуйте контуры клеток и затем расположите в них наблюдаемые структуры.

Интерфаза. Ядро в клетке округлое, с четкими границами. В нем видны одно или два ядрышка. Хроматин в виде глыбок заполняет кариоплазму.

Профаза. Ядро заметно увеличи-

вается, в нем исчезают ядрышки. В кариоплазме наблюдается как бы клубок, составленный из тонких нитей. Это хромосомы. В конце профазы оболочка ядра разрушается и хромосомы выходят в цитоплазму.

Метафаза. Хромосомы заметно укорачиваются и утолщаются, приобретая вид сильно изогнутых палочковидных структур. Постарайтесь найти клетку, в которой хромосомы лежат в экваториальной плоскости, образуя звезду.

Анафаза. Сестринские хромосомы перемещаются к полюсам, поэтому в клетке можно увидеть фигуры, напоминающие две звезды. Обратите внимание, что хромосомы имеют вид шпильки. Центромеры направлены к полюсам, а плечи расходятся под углом друг к другу.

Телофаза. У противоположных полюсов клетки видны рыхлые клубки из частично деспирализованных хромосом. В центре клетки начинает формироваться перегородка, которая постепенно делит материнскую клетку на две дочерних.

Зарисуйте клетки на различных стадиях митоза и в интерфазе. На рисунке должны быть обозначены: 1) интерфаза (ядро, цитоплазма, хроматин); 2) профаза (хромосомы); 3) метафаза (материнская звезда); 4) анафаза (дочерние звезды); 5) телофаза (ядра дочерних клеток).

Обсудите в группе результаты лабораторной работы. Сравните сделанные с препаратов рисунки со схемой митоза на рисунке данного учебника.

Лабораторная работа № 10

Тема. Изучение мейоза в пыльниках цветковых растений.

Цель. Увидеть на препаратах процесс деления наследственного материала (хромосом) во время формирования половых клеток у растений.

Оборудование. Молодые пыльники лилий и других представителей семейства лилейных. Молодые пыльники традесканции (фиксированные или свежие). Микроскопы, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, пинцеты. Бинокулярные или штативные лупы, спиртовка, фильтровальная бумага. Краситель — ацетокармин.

Ход работы.

1. Возьмите бутон, с помощью препаровальной иглы и пинцета вычлените из него пыльник длиной 2—3 мм, поместите в каплю ацетокармина на предметное стекло.

2. Под бинокулярной или штативной лупой (или невооруженным глазом) разрежьте пыльник пополам. Придерживая, выдавите иглой его содержимое.

3. Добавьте на стекло несколько капель ацетокармина и подогревайте около 3 мин, пронося несколько раз над пламенем спиртовки (кипеть не должно!).

4. Удалите все ткани покровов пыльника. Фильтровальной бумагой уберите края ацетокарминовой капли. Накройте покровным стеклом и распределите клетки в один слой легким придавливанием покровного стекла.

5. При большом увеличении (можно с иммерсией) найдите и зарисуйте все фазы мейоза.

Чтобы обнаружить все фазы мейоза, надо приготовить сразу несколько препаратов (5—6 шт.). Для этого

возьмите бутоны разной величины и возраста. На препарате, приготовленном из самых молодых бутонов, видны материнские клетки до деления. В таком состоянии ядра равно окрашены, имеют слегка зернистую структуру.

Профаза I. В ядре хорошо видны тонкие нити — хромосомы, они переплетаются, как паутина. Видны ядрышки. Это стадия *лептотены.* На следующем препарате видны более толстые хромосомы, образующие биваленты, т. е. пары проконъюгировавших гомологичных хромосом. Они заполняют весь объем ядра, поэтому очень часто накладываются друг на друга, образуя как бы клубок нитей. Это стадия *пахетены.* Затем можно видеть биваленты, в которых гомологичные участки хромосом расходятся в отдельные участки, а в других, наоборот, как бы плотно склеились. Фигуры таких хромосом называются *хиазмами.* Они наблюдаются на стадии *диплотены.*

Метафаза I. Видны веретено деления и хромосомы, центромеры которых направлены к разным полюсам. Иногда удается рассмотреть биваленты и сосчитать их число (число гаплоидное).

Анафаза I. Гомологичные хромосомы расходятся к полюсам, центромерной к полюсу клетки, приобретая V-форму.

Телофаза I. Внутри клетки видны два ядра, более мелкие по размеру, чем исходное ядро.

Метафаза II. Внутри одной клетки видны два веретена деления. Число хромосом гаплоидное. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных центромерой, которые и лежат в одной плоскости.

Анафаза II. К полюсам расходятся половинки хромосом, т. е. после деления центромерного участка хроматиды становятся хромосомами и расходятся к полюсам.

Телофаза II. Видны четыре вновь образованных ядра в одной клетке. После цитокинеза (деление цитоплазмы) внутри материнской клетки, которая еще сохраняет оболочку, лежат четыре новые клетки — споры. У однодольных растений все четыре споры лежат в одной плоскости, у двудольных — только три споры в одной плоскости, а одна — в другой.

Работа требует хорошего знания процесса мейоза, большой наблюдательности и аккуратности. На рисунках в альбоме должны быть представлены все основные фазы мейоза, а также стадии профазы I. Следует на рисунках, выполненных вами, подписать: хромосомы, хроматиды, биваленты, хиазмы, тетрады микроспоры.

Лабораторная работа № 11

Тема. Сперматогенез и овогенез на препаратах. Начальные этапы дробления яйцеклетки. Строение половых клеток.

Цель. Познакомиться по препаратам со стадиями формирования половых клеток и с начальными этапами развития зародыша.

Оборудование. Готовые препараты семенника и яичника лягушки. Свежие или фиксированные сперматозоиды и яйцеклетки (икринки) лягушки. Живые икринки гладкой шпорцевой лягушки или аксолотля, ребристого тритона на разных стадиях развития. Микроскопы, бинокуля-

ры или штативные лупы, чашки Петри, препаровальные иглы, предметные и покровные стекла, часовые стекла.

Ход работы.

Материал для этой лабораторной работы следует приготовить заранее. В конце июня в семенниках лягушек имеются половые клетки на всех стадиях сперматогенеза, кроме зрелых спермиев. В один из зимних месяцев, когда в семенниках обнаруживаются лишь первичные сперматогонии и зрелые сперматозоиды, в яичниках всегда имеются половые клетки на разных этапах овогенеза. Выделенные семенники и яичники фиксируют в смеси Буэна не менее суток, затем проводят материал через спирты возрастающей концентрации, оставляя в каждом на 3—4 ч. В карбол-ксилоле и ксилоле содержат материал по 30—40 мин, в парафине — около часа. Срезы толщиной 5—7 мкм окрашивают квасцовым или железным гематоксилином с докраской эозином или светлым зеленым. Препарат изучают при большом увеличении микроскопа.

Задание № 1. Рассмотреть и зарисовать половые клетки на разных стадиях сперматогенеза. На препарате видны перерезанные в различных направлениях семенные канальцы. Выберите один из канальцев для более подробного изучения. Большая часть среза через каналец занята мешковидными цистами, примыкающими к мембране канальца. Стенки цисты образованы фолликулярными клетками. Внутри цист расположены половые клетки. В каждой цисте развитие клеток происходит синхронно.

В разных цистах можно наблюдать половые клетки на разных этапах сперматогенеза. Цисты с половыми клетками периода роста легко найти: сперматоциты I порядка наиболее крупные; сперматоциты II порядка заметно меньше. Наибольший объем имеют цисты со сперматидами. Они рыхло располагаются в полости цист. На поздних стадиях развития сперматид они становятся овальными и появляется хвостовая нить. На заключительном этапе сперматогенеза головка приобретает палочковидную форму, хвостовая нить удлиняется.

Найдите и зарисуйте как можно больше стадий сперматогенеза, сравните их со схемой (см. рис. 74).

Задание № 2. Рассмотрите и зарисуйте половые клетки лягушки на разных этапах овогенеза.

Яичник лягушки представляет собой лопастной мешковидный орган, в стенке которого между его наружным эпителиальным и внутренним соединительными слоями расположены оогонии и яйцевые фолликулы. Для покоящихся оогониев характерна лопастная форма ядра, хроматин сетчатой структуры. На препарате видны фолликулы с ооцитами I порядка, находящимися на разных этапах роста. Крупные ядра ооцитов имеют неровный контур и гомогенную кариоплазму.

Задание № 3. Вскройте брюшную полость самца лягушки, найдите семенник и извлеките его. Положив в часовое стекло с водой, разрежьте семенник на мелкие кусочки и взболтайте воду до превращения в эмульсию белого цвета. Затем каплю полученной эмульсии нанесите пипеткой на предметное стекло, накройте покровным и рассмотрите при малом и большом увеличении микроскопа. В поле зрения увидите большое количество активно двигающихся в воде сперматозоидов. Они имеют нитевидную головку, слабовыраженную шейку и хвост.

Зарисуйте несколько сперматозоидов, обозначьте части сперматозоида. При отсутствии живого материала можно использовать готовый микропрепарат.

Строение яйцеклетки можно рассмотреть на фиксированном или живом препарате икринки лягушки. Их можно заготовить впрок, зафиксировав в 10%-ном формалине (перед занятием материал отмывают от формалина в проточной воде 12—24 ч).

Рассматривая икринку, обратите внимание на толстую прозрачную студенистую (третичную) оболочку яйца. Яйцо лягушки имеет четкую полярность. Анимальное полушарие содержит гранулы пигмента меланина, вегетативная область яйца ближе к анимальному полюсу. Более крупные гранулы желтка сосредоточены в вегетативном полушарии.

Зарисуйте с препарата строение яйца лягушки.

Задание № 4. К этой лабораторной работе можно подготовить нерест легко размножающихся в неволе земноводных, таких, как гладкая шпорцевая лягушка, аксолотль или ребристый тритон. Их икра даст возможность рассмотреть строение яйцеклетки, а также этапы эмбрионального развития земноводных.

Как подготовить животных к нересту, подскажет специальная литература и подшивка журнала «Рыбоводство».

Если после нереста поместить оплодотворенную икру в различные температурные условия, то к лабораторному занятию можно получить икринки на разных стадиях развития. Поместив их вместе с водой из аквариума в чашки Петри, рассмотрите икру под бинокуляром или объективом штативной лупы. Однако на живых клетках трудно увидеть все стадии дробления, поэтому можно создать серию фиксированных препаратов. Сочетая рассматривание живых икринок и фиксированных, можно воссоздать основные этапы начальной стадии развития амфибии.

Постарайтесь найти, рассмотреть и зарисовать следующие стадии: 1) первая борозда дробления — стадия двух бластомеров; 2) стадия четырех бластомеров; 3) стадия восьми бластомеров; 4) стадия ранней бластулы — 64 бластомера; 5) стадия гаструлы (найдите бластопор); 6) стадия нейрулы (продолговатая форма, на спинной стороне зародыша появляется утолщенная широкая полоса эктодермы — нервная пластинка).

Лабораторная работа № 12

Тема. Дрозофила как объект генетических исследований. Постановка моногибридного и дигибридного скрещивания.

Цель. Ознакомиться с одним из наиболее удобных объектов генетического исследования плодовой, или уксусной, мухой Drosophila melanogaster. Изучить биологию, морфологические признаки дрозофилы. Уметь приготовить питательную среду, заложить опыты на моногибридное и дигибридное скрещивание.

Оборудование. Стаканчики или широкие пробирки диаметром 4 см, высотой 10 см (можно использовать банки из-под майонеза, сметаны), ватные пробки, эфир и морилки; плитка белого кафеля или молочно-белое стекло; бинокулярная лупа или

2-, 4-, 7-кратные лупы; мясорубка, кастрюля и электрическая плитка; технические весы, термостат; мензурка, глазной пинцет или мягкая кисточка, карандаш (по стеклу); изюм, картофель, агар-агар, дрожжи.

Линии дрозофил: 1) нормальные (серое тело, нормальные крылья); 2) мутантные (серое тело, зачаточные крылья); 3) мутанты по двум признакам (темное тело, зачаточные крылья).

Ход работы.

1. Научитесь готовить питательную среду для питания мух и их личинок. Рецепты наиболее простых питательных сред:

Вода — 100 г	Вода 100 г
Изюм — 50 г	Картофель — 100 г
Агар-агар — 2 г	Агар-агар — 1 г

Вода — 200 г
Картофель — 100 г
Изюм — 75 г
Агар-агар — 2 г

На остывшую питательную среду нанесите мазок дрожжей. Промытый в воде изюм несколько раз пропустите через мясорубку. Так же пропустите вареный очищенный картофель. В воде растворите при кипячении агар-агар и туда внесите изюм с картофелем. Смесь прокипятите 15—20 мин, постоянно помешивая. Готовую горячую питательную среду через воронку разлейте по стаканчикам (по 25 мл).

Надо стараться, чтобы питательная среда не попала на внутреннюю стенку. После охлаждения она может сохраняться в холодильнике около месяца. Если на поверхность корма нанести мазок дрожжей, то в таком виде до посадки мух среда может храниться не более 2—3 дней.

Перед посадкой мух на среду необходимо научиться их наркотизировать. Надо познакомиться с морфологией нормальной (дикой) расы мух и с мутантной формой. Наркотизация мух проводится в следующем порядке:

1. Возьмите пробирку с дрозофилами; осторожно постучите по пробирке, осадив мух на дно.

2. Выньте пробку из морилки и ватный тампон из пробирки с мухами, приложите морилку и пробирку горлышками друг к другу (морилка внизу) и слегка постучите по пробирке, чтобы мушки высыпались из пробирки в морилку.

3. Закройте морилку и пробирку.

4. Слегка постукивая пальцем по морилке, наблюдайте за мушками, пока они не перестанут двигаться и не упадут на дно.

5. Высыпьте наркотизированных мух на белую пластинку и рассмотрите.

Для наркотизации используйте серный эфир или в крайнем случае хлороформ (нанесите 2—3 капли на вату и поместите в морилку).

Рассмотрите под бинокуляром мух, имеющих серое тело, нормальные крылья и красные глаза. Эти признаки нормальные (дикого типа). Такие мухи широко распространены в природе; встречаются на юге Украины, в Закавказье, Средней Азии. Питаются они забродившим соком деревьев, плодов. В средней полосе появляются летом с овощами и фруктами с юга.

Рассмотрите мух с темным телом и зачаточными крыльями. Это — мутанты. В природе они встречаются крайне редко; их разводят в лабораториях с целью научных опытов.

Для успешного проведения скрещивания необходимо научиться отличать самок от самцов. Их признаки следующие: 1) самки немного крупнее самцов; 2) брюшко у самок заостренное из-за яйцеклада, а у сам-

17 Зак. 3064 А. О. Рувинский

цов — округлое; 3) на всем брюшке самок различаются темные полосы, у самцов эти полосы на конце брюшка сливаются в общее темное пятно; 4) у самцов на передних лапках имеются черные щеточки — половые гребешки, у самок их нет.

На этом занятии необходимо заложить опыты на получение F_1 в моно- и дигибридном скрещивании. Для моногибридного скрещивания отберите 2—3 самок с нормальными крыльями. Их можно обозначить Normal (N). Самок отсаживают от родителей и самцов не позднее 10—12 ч после вылупления из куколки, так как они должны быть виргильными (девственными). К ним в пробирку подсаживают 2—3 самцов с зачаточными крыльями vestigial (vg). Для части группы можно рекомендовать осуществить обратное, или реципрокное, скрещивание: ♀vg×♂N.

Для дигибридного скрещивания отберите 2—3 самок, нормальных по признакам окраски тела и форме крыла, и 2—3 самцов с темным телом ebony (e) и зачаточными крыльями (vg). (Часть группы ставит реципрокное скрещивание: ♀vg/e×♂N.)

На пробирках карандашом по стеклу напишите число, номер опыта, фамилию и класс. Пробирки поместите в термостат и установите температуру 25 °С. Новое поколение появится через 10—12 дней. Около четырех суток будет развиваться личинка и столько же куколка.

Ведите дневник дрозофильного практикума:

№ опыта	Число	Краткая запись скрещивания	Анализ полученного результата

Лабораторная работа № 13

Тема. Анализ наследования в F_1 моногибридного и дигибридного скрещиваний. Постановка опыта на наследование, сцепленное с полом.

Цель. Убедиться в правильности генетических законов. Приобрести навык работы с важным генетическим объектом — плодовой мушкой-дрозофилой.

Оборудование. Пробирки с мухами F_1 и F_2 от моногибридного и дигибридного скрещиваний; линии дрозофил: нормальные (красные глаза), мутанты (белые глаза); морилки; серный эфир, кисточки, белые плитки, лупы, стаканчики со средой.

Ход работы.

1. Проведите анализ полученного в опытах с дрозофилой потомства. Для этого пересыпьте в заряженную эфиром морилку мух из опыта, поставленного на моногибридное скрещивание. После того как они уснут, выложите их на белую плитку и внимательно рассмотрите. Какие морфологические признаки вы обнаружили у первого гибридного поколения? Сделайте вывод из этого опыта, обсудите его в группе, сравните с ожидаемым результатом. Подсчитайте общее количество мух в опыте. Есть ли расщепление по фенотипу? Подсчитайте, сколько самцов и самок. Потренируйтесь в определении пола у дрозофилы.

Все данные запишите в дневник наблюдений.

Скрестите сестер и братьев из поколения F_1 для получения особей F_2.

2. Поставьте скрещивания на F_2. Все полученные результаты также занесите в дневник наблюдений.

3. Заложите опыты для анализа сцепленного с полом наследования. Для этого возьмите две пробирки со средой. В первую поместите 3—4 нормальные красноглазые самки (гомозиготы) и 2—3 белоглазых самца — мутация white (w); в другую пробирку отсадите 3—4 белоглазые самки и 2—3 нормальных красноглазых самца.

Лабораторная работа № 14

Тема. Анализ наследования в F_2 моногибридного и дигибридного скрещиваний. Анализ в F_1 опытов на сцепление с полом. Постановка опытов на сцепленное наследование.

Цель. Убедиться в правильности генетических законов. Получить навыки в проведении опытов на дрозофиле.

Оборудование. Пробирки с мухами F_2 моно- и дигибридного скрещиваний; пробирки с мухами F_1 скрещивания на сцепление с полом; гибриды дрозофилы; черная окраска тела (black), зачаточные крылья (vestigial); морилки, эфир, кисточки, белые плитки, лупы, стаканчики со средой.

Ход работы.

1. Проанализируйте потомство F_2 моно- и дигибридного скрещиваний. Подсчитайте количество мутантных и нормальных дрозофил. Совпадают ли данные с теоретическим расчетом? Выводы по анализу и все данные запишите в дневник дрозофильного практикума. Просуммируйте результаты у всей группы по моно- и дигибридному скрещиваниям. Обсудите результаты опыта.

2. Разберите гибридных мушек F_1 по окраске глаз и полу. Подсчитайте мушек каждой группы и результаты запишите в тетрадь. Сравните результаты наследования изучаемого признака при прямом и обратном скрещиваниях.

Заложите опыт на скрещивание гибридов F_1 между собой для получения F_2 (отдельно по первому и второму вариантам).

3. Поставьте опыт на скрещивание дрозофил нормальных (Normal) с двойным рецессивом black — vestigial. Гены, определяющие эти признаки, находятся во II хромосоме дрозофилы, т. е. в одной группе сцепления.

Лабораторная работа № 15

Тема. Анализ наследования признаков в F_2, сцепленных с полом. Анализ сцепленного наследования в F_1. Постановка опыта на кроссинговер.

Цель. Провести анализ наследования признаков, сцепленных с полом, и анализ наследования при кроссинговере. Убедиться в правильности генетических законов.

Оборудование. Пробирки с мухами F_2 скрещивания признаков, сцепленных с полом; пробирки с мухами F_1 скрещивания на сцепленное наследование; дрозофилы нормальной (Normal) и мутантной (black — vestigial) линий.

Ход работы.

1. Рассортируйте мух F_2 по полу и окраске глаз. Проанализируйте их

по этим признакам и подсчитайте. Результаты запишите в тетрадь. Составьте схемы наследования рецессивного, сцепленного с полом признака white (белых глаз) при прямом и обратном скрещиваниях. Проведите генетический анализ, обсудите в группе. Сравните данные с теоретически ожидаемыми для каждого варианта.

2. Просмотрите мух F_1: все мушки должны быть единообразны по доминантным признакам, т. е. серые, с длинными крыльями. Отберите из мух F_1 самцов для анализирующего скрещивания.

Поставьте опыт на скрещивание гибридов F_1 с рецессивной родительской формой, а именно: отобранных самцов в F_1 с гомозиготными самками black — vestigial.

3. Заложите опыт на наследование при кроссинговере. Отберите самок F_1 из опыта на сцепленное наследование. Все они гетерозиготны по крыльям и цвету тела. Гибридных самок F_1 скрестите с гомозиготными самцами black — vestigial.

При получении следующего поколения проведите генетический анализ.

1. Изучите потомство от анализирующего скрещивания, где самцы были Normal, а самки black — vestigial. Разделите мушек на две группы: нормальные особи и с черным телом и зачаточными крыльями. Подсчитайте мушек в каждой группе и данные запишите в дневник. При определенном сцеплении генов среди потомков F_A должны образоваться два класса дрозофил в соотношении 1:1. Изобразите схему наследования генов, проведите генетический анализ.

2. Изучите потомков от анализирующего скрещивания F_A, где Normal были самки, а самцы black — vestigial. Разделите мушек на четыре класса: серые крылатые, черные с зачаточными крыльями, черные крылатые, серые с зачаточными крыльями. Подсчитайте особей каждого класса и результаты запишите в дневник дрозофильного практикума. Установите числовое соотношение между разными классами дрозофил. При произошедшем кроссинговере теоретическое соотношение классов должно быть 41,5%:41,5%:8, 5%::8,5%.

Напишите схему наследования генов в проведенном опыте. Просуммируйте данные всей группы. Обсудите результаты всего дрозофильного практикума.

Лабораторная работа № 16

Тема. Геномные мутации. Исследование пыльцы диплоидной и тетраплоидной ржи.

Цель. Убедиться, что геномные мутации могут приводить к нарушению мейоза.

Оборудование. Пыльники диплоидной и тетраплоидной ржи (свежие или фиксированные); микроскопы, окуляр с микрометром, предметные и покровные стекла, пинцеты, препаровальные иглы, спиртовки, фильтровальная бумага, ацетокармин.

Ход работы.

В результате нарушений в мейозе у тетраплоидной ржи, как и у других полиплоидных растений, образуется большой процент аномальной, нежизнеспособной пыльцы. Нормальные жизнеспособные пыльцевые зерна крупнее пыльцевых зерен диплоидных форм.

1. Приготовьте ацетокарминовый препарат пыльцы диплоидной ржи:

— зрелый пыльник раздавите на предметном стекле и сделайте мазок его содержимого;

— на мазок нанесите каплю красителя, накройте покровным стеклом;

— для ускорения окрашивания препарат подогрейте над пламенем спиртовки; через 3—5 мин можно смотреть под микроскопом.

2. Аналогичным способом приготовьте препарат пыльцы тетраплоидной ржи.

3. При большом увеличении микроскопа подсчитайте окрашенные (жизнеспособные) и неокрашенные (стерильные) пыльцевые зерна диплоидных растений. Желательно, чтобы общее число подсчитанных зерен было не менее 300. Данные запишите в виде таблицы:

4. Подсчитайте жизнеспособные и стерильные пыльцевые зерна тетраплоидных растений.

5. Вычислите процент жизнеспособной пыльцы по одному и другому сортам.

6. С помощью окуляра-микрометра измерьте диаметры жизнеспособных пыльцевых зерен обоих сортов.

7. Сравните показатель и сделайте выводы в отношении размеров и жизнеспособности пыльцы у ди- и тетраплоидной ржи.

Лабораторная работа № 17

Тема. Составление родословных и их анализ.

Цель. Ознакомиться с генеалогическим методом исследования наследственных данных путем составления генеалогической таблицы семьи.

Оборудование. Таблицы с изображением схем родословных; карандаши, линейки.

Ход работы.

Отберите генетический материал для составления генеалогической таблицы семьи. Соберите сведения, касающиеся особенностей проявления у членов своей семьи какого-либо нормального или патологического признака. В качестве признака, подлежащего генеалогическому изучению, можно взять, например, цвет глаз, волос, кожи, рост, близнецовость и т. д.; из патологических признаков: сахарный диабет, близорукость, гипертоническую болезнь, холецистит, туберкулез, язвенную болезнь и др. Сбор сведений проводите на основе тщательного изучения индивидуальных особенностей каждого из членов семьи. Соберите сведения о трех поколениях. Поколение дедушек и бабушек с обеих родительских сторон, поколение родителей, их братьев и сестер, двоюродных братьев и сестер и т. д. В сведениях должны быть отражены фамилия, имя, отчество, возраст, пол, особенности труда и быта, характеристика изучаемого признака.

Используя собранный генетический материал, составьте генеалогическую таблицу семьи, соблюдая принятые в генетике человека условные обозначения.

Поместите в центре таблицы носителя признака (пробанда), обозначив его в зависимости от пола двойным квадратом или кружком. Расположите в один ряд, в порядке рождения, слева направо его братьев и сестер (применяя условные обозначения)

и соедините их графическим коромыслом, проведенным над братьями и сестрами (сибсами). Выше укажите родителей, соединив их друг с другом линией брака. Далее соедините между собой горизонтальными и вертикальными линиями всех лиц одного и того же поколения, обозначив их арабскими цифрами, и всех лиц разных поколений, обозначив их римскими цифрами.

Проведите тщательный генетический анализ особенностей изучаемого признака. Обратите внимание на многократную повторяемость изучаемого признака у отдельных членов семьи на протяжении ряда поколений. Оцените характер его наследования (доминантный, рецессивный, аутосомный, сцепленный с полом и т. д.).

Необходимо учитывать, что в характере проявления тех или иных признаков в поколениях существенную роль могут играть факторы среды (условия труда, быта и т. д.). Поэтому выявленная в родословной повторяемость одной и той же патологии в ряду поколений может создать иногда лишь видимость наследственного характера этой патологии.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Соответствие между событиями, происходящими при мейозе и оплодотворении, и гипотезами Менделя

Мейоз и оплодотворение	Гипотеза Менделя
Диплоидные клетки содержат *пары* гомологичных хромосом	Признаки контролируются *парами* факторов
Гомологичные хромосомы *расходятся* во время мейоза	Парные факторы *разделяются* при образовании гамет
В каждую гамету попадает *одна* из гомологичных хромосом	Каждая гамета получает один из *пары* факторов
Только *ядро* мужской гаметы сливается с ядром яйцеклетки	Факторы передаются из поколения в поколение как *дискретные единицы*
При оплодотворении пары гомологичных хромосом восстанавливаются; каждая гамета (мужская или женская) вносит одну из гомологичных хромосом	Каждый организм наследует *по одному* фактору от каждой из родительских особей

Основные различия между прокариотами и эукариотами

Характеристика	Прокариоты	Эукариоты
Размеры клеток	Диаметр в среднем составляет 0,05—5 мкм	Диаметр обычно до 40 мкм; объем клетки, как правило, в 1000—10 000 раз больше, чем у прокариот
Строение	Одноклеточные или нитчатые	Одноклеточные, нитчатые или истинно многоклеточные
Генетический материал	Кольцевая ДНК находится в цитоплазме и ничем не защищена. Нет истинного ядра и хромосом. Нет ядрышка	Линейные молекулы ДНК связаны с белками-гистонами и образуют хромосомы внутри ядра. Внутри ядра находится ядрышко
Синтез белка	70S-рибосомы и мельче. Эндоплазматического ретикулума нет. (Синтез белка характеризуется и многими другими особенностями, в том числе чувствительностью к антибиотикам, например, развитие прокариот ингибируется стрептомицином)	80S-рибосомы. Рибосомы могут быть прикреплены к эндоплазматическому ретикулуму
Органеллы	Органелл мало. Ни одна из них не имеет оболочки (двойной мембраны).	Органелл много. Некоторые органеллы окружены двойной мембраной, например ядро, митохондрии, хлоропласты.

Характеристика	Прокариоты	Эукариоты
	Внутренние мембраны встречаются редко; если они есть, то на них обычно протекают процессы дыхания или фотосинтеза	Большое число органелл ограничено одинарной мембраной (например, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли, эндоплазматический ретикулум и т. д.)
Клеточные стенки	Жесткие, содержат полисахариды и аминокислоты. Основной упрочняющий компонент — муреин (у некоторых отсутствует)	У зеленых растений и грибов клеточные стенки жесткие и содержат полисахариды, у животных отсутствуют. Основной упрочняющий компонент клеточной стенки растений — целлюлоза, у грибов — хитин. Муреин всегда отсутствует
Жгутики	Простые, микротрубочки отсутствуют. Находятся вне клетки (не окружены плазматической мембраной). Диаметр 20 нм	Сложные, с расположением микротрубочек типа 9+2. Располагаются внутри клетки (окружены плазматической мембраной). Диаметр 200 нм
Дыхание	У бактерий происходит в мезосомах, у сине-зеленых «водорослей» — в цитоплазматических мембранах	Аэробное дыхание происходит в митохондриях
Фотосинтез	Хлоропластов нет. Происходит в мембранах, не имеющих специфической упаковки	В хлоропластах, содержащих специальные мембраны, которые обычно уложены в граны
Фиксация азота	Встречается во многих группах	Ни один организм не способен к фиксации азота
Эндоцитоз (фагоцитоз и пиноцитоз)	Всегда отсутствует	Широко распространен

Структуры, общие для животных и растительных клеток

Схематическое изображение	Структура	Функции
Плазматическая мембрана (плазмалемма, клеточная мембрана)	Два слоя липида (бислой) между двумя слоями белка	Избирательно проницаемый барьер, регулирующий обмен между клеткой и средой
Ядро	Самая крупная органелла, заключенная в оболочку из двух мембран, пронизанную *ядерными порами*. Содержит *хроматин* — в такой форме раскрученные хромосомы находятся в интерфазе. Со-	Хромосомы содержат ДНК — вещество наследственности. ДНК состоит из генов, регулирующих все виды клеточной активности. Деление ядра лежит в основе размножения клеток, а следова-

Схематическое изображение	Структура	Функции
	держит также структуру, называемую *ядрышком*	тельно, и процесса воспроизведения. В ядрышке образуются рибосомы
Эндоплазматический ретикулум (ЭР)	Система уплощенных мембранных мешочков — *цистерн* — в виде трубочек и пластинок. Образует единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки	Если поверхность ЭР покрыта рибосомами, то он называется *шероховатым*. По цистернам такого ЭР транспортируется белок, синтезированный на рибосомах. *Гладкий ЭР* (без рибосом) служит местом синтеза липидов и стероидов
Рибосомы	Очень мелкие органеллы, состоящие из двух субчастиц — большой и малой. Содержат белок и РНК приблизительно в равных долях. Рибосомы, обнаруживаемые в митохондриях (а также в хлоропластах — у растений), еще мельче	Место синтеза белка, где удерживаются в правильном положении различные взаимодействующие молекулы. Рибосомы связаны с ЭР или свободно лежат в цитоплазме. Много рибосом могут образовать *полисому (полирибосому)*, в которой они нанизаны на единую нить матричной РНК
Митохондрии	Митохондрия окружена оболочкой из двух мембран; внутренняя мембрана образует складки *(кристы)*. Содержит *матрикс*, в котором находятся небольшое количество рибосом, одна кольцевая молекула ДНК и фосфатные гранулы	При аэробном дыхании в кристах происходит окислительное фосфорилирование и перенос электронов, а в матриксе работают ферменты, участвующие в цикле Кребса и в окислении жирных кислот
Аппарат Гольджи	Стопка уплощенных мембранных мешочков — *цистерн*. На одном конце стопки мешочки непрерывно образуются, а с другого — отшнуровываются в виде пузырьков. Стопки могут существовать в виде дискретных диктиосом, как в растительных клетках, или образовывать пространственную сеть, как во многих животных клетках	Многие клеточные материалы, например ферменты из ЭР, претерпевают модификацию в цистернах и транспортируются в пузырьках. Аппарат Гольджи участвует в процессе секреции, и в нем образуются лизосомы
Лизосомы	Простой сферический мембранный мешочек (мембрана одинарная), заполненный пищевари-	Выполняют много функций, всегда связанных с распадом каких-либо структур или молекул

Схематическое изображение	Структура	Функции
	тельными (гидролитическими) ферментами. Содержимое кажется гомогенным	
Микротельца	Органелла не совсем правильной сферической формы, окруженная одинарной мембраной. Содержимое имеет зернистую структуру, но иногда в нем попадается кристаллоид, или скопление нитей	Все микротельца содержат каталазу — фермент, катализирующий расщепление пероксида водорода. Все они связаны с окислительными реакциями
Клеточная стенка, срединная пластинка, плазмодесмы:		
клеточная стенка	Жесткая клеточная стенка, окружающая клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят другие сложные полисахариды, а именно гемицеллюлозы и пектиновые вещества. У некоторых клеток клеточные стенки претерпевают вторичное утолщение	Обеспечивает механическую опору и защиту. Благодаря ей возникает тургорное давление, способствующее усилению опорной функции. Предотвращает осмотический разрыв клетки. По клеточной стенке происходит передвижение воды и минеральных солей. Различные модификации, например, пропитывание лигнином, обеспечивают выполнение специализированных функций
срединная пластинка	Тонкий слой пектиновых веществ (пектатов кальция и магния)	Скрепляет друг с другом соседние клетки
плазмодесма	Тонкая цитоплазматическая нить, связывающая цитоплазму двух соседних клеток через тонкую пору в клеточной стенке. Пора выстлана плазматической мембраной. Сквозь пору проходит *десмотубула*, часто соединенная на обоих концах с ЭР	Объединяют протопласты соседних клеток в единую непрерывную систему — *симпласт* — по которой происходит транспорт веществ между этими клетками
Хлоропласт	Крупная, содержащая хлорофилл пластида, в которой протекает фотосинтез. Хлоропласт окружен оболочкой из двойной мембраны и заполнен студенистой *стромой*. В строме находится система мембран, собранных в *стоп-*	В этой органелле происходит фотосинтез, т. е. синтез сахаров и других веществ из CO_2 и воды за счет световой энергии, улавливаемой хлорофиллом. Световая энергия превращается в химическую

Схематическое изображение	Структура	Функции
	ки, или *граны*. В ней же может отлагаться крахмал. Кроме того, строма содержит рибосомы, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла	
Крупная центральная вакуоль	Мешок, образованный одинарной мембраной, которая называется *тонопластом*. В вакуоли содержится клеточный сок — концентрированный раствор различных веществ, таких, как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты и ферменты. В зрелых клетках вакуоли обычно бывают большими	Здесь хранятся различные вещества, в том числе и конечные продукты обмена. От содержимого вакуоли в сильной степени зависят осмотические свойства клетки. Иногда вакуоль выполняет функции лизосом

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Глава I

Альбертс. Молекулярная биология клетки.— М.: Мир, 1986.

Володин Б. Г. И тогда возникла мысль.— М.: Знание, 1985.

Гариков А. Становление прикладной оптики в XV — XIX вв.— М.: Мир, 1983.

Гирн Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3 т.— М.: Мир, 1990.

— Де Дюв К. Путешествие в мир живой клетки.— М.: Мир, 1987.

Зенбуш П. Молекулярная и клеточная биология.— М.: Мир, 1982.

Медавар П., Медавар Дж. Наука о живом.— М.: Мир, 1982.

Мецлер Д. Биохимия.— М.: Мир, 1980.— Т. I.

Новиков Ю. В., Сайфутдинов М. М. Вода и жизнь на Земле.— М.: Мир, 1981.

Овчинников Ю. А. Биоорганическая химия.— М.: Просвещение, 1987.

Овчинников Ю. А., Шамин А. Н. Строение и функции белков.— М.: Наука, 1983.

Свенсон К., Уэбстер П. Клетка.— М.: Мир, 1980.

Чухрай Е. С. Молекула, жизнь, организм.— М: Мир, 1984.

Глава II

Бергельсон И. Д. Мембраны, молекулы, клетки.— М.: Мир, 1982.

Болдырев А. А. Биохимия мембран.— М.: Знание, 1986.

Болдырев А. А. Строение и функции биологических мембран.— М.: Знание, 1987.

Де Дюв К. Путешествие в мир живой клетки.— М.: Мир, 1987.

Кагава Я. Биомембраны.— М.: Мир, 1985.

Либерман Е. А. Живая клетка.— М.: Мир, 1982.

Глава III

Воробьев В. И., Воробьев Р. И. Живая химия.— М.: 1985.

Кемп П., Армс К. Введение в биологию.— М.: Мир, 1988.

Скулачев В. П. Рассказы о биоэнергетике.— М.: Знание, 1985.

Скулачев В. П. Этюды об энергетике.— М.: Знание, 1985.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны.— М.: Мир, 1987.

Глава IV

Заварзин Г. А. Микробиология двадцать первому веку.— М.: Знание, 1981.

Либерман Е. А. Живая клетка.— М.: Наука, 1982.

Нейман Б. Я. Индустрия микробов.— М.: Знание, 1983.

Глава V

Бергельсон Л. Д. Мембраны, молекулы, клетки.— М.: Наука, 1982.

Газарян К. Г., Белоусов Л. В. Биология индивидуального развития животных.— М.: Высшая школа, 1983.

Куримен Дж., Гордон Ф. Да сгинет смерть! — М.: Мир, 1982.
Либерман Е. А. Живая клетка.— М.: Наука, 1982.
Лэмб М. Биология старения.— М.: Мир, 1980.
Медавар П., Медавар Дж. Наука о живом.— М.: Мир, 1983.
Райцина С. С. Сперматогенез и структурные основы его регуляции.— М.: Наука, 1985.
Рузен-Ранге Э. Сперматогенез у животных.— М.: Мир, 1980.
Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция.— М.: Мир, 1986.
Смит Дж. М. Эволюция полового размножения.— М.: Мир, 1980.
Хадорн Венер. Общая зоология.— М.: Мир, 1989.
Шлегель Г. Общая микробиология.— М.: Мир, 1987.

Глава VI

Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: в 3 т.— М.: Мир, 1988.
Алиханян С. И., Акифьев А. П., Чернин Л. С. Общая генетика.— М.: Высшая школа, 1985.
Босток К., Сашнер Э. Хромосома эукариотической клетки.— М.: Мир, 1981.
Гершензон С. М. Основы современной генетики.— Киев: Наукова думка, 1983.
Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции.— М.: Высшая школа, 1989.
Морозов Е. И., Тарасевич Е. И., Анохина В. С. Генетика в вопросах и ответах.— Минск, 1989.
Нейфах А. А., Лозовская Е. Р. Гены и развитие организмов.— М.: Знание, 1984.
Основы общей биологии.— М.: Мир, 1982.

Глава VII

Алиханян С. И., Акифьев А. П., Чернин Л. С. Общая генетика.— М.: Высшая школа, 1985.
Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: В 3 т.— М.: Мир, 1988.
Бил Дж., Ноуз Дж. Всеядерная наследственность.— М.: Мир, 1981.
Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.— Л.: Наука, 1987.
Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции.— М.: Высшая школа, 1989.
Лаптев Ю. П. Занимательная генетика.— М.: Колос, 1982.
Нейфах А. А., Лозовская Е. Р. Гены и развитие организмов.— М.: Наука, 1984.
Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция.— М.: Мир, 1986.

Глава VIII

Алиханян С. И., Акифьев А. П., Чернин Л. С. Общая генетика. — М.: Высшая школа, 1985.
Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: в 3 т.— М.: Мир, 1988.
Бил Дж., Ноуз Дж. Всеядерная наследственность.— М.: Мир, 1981.
Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.— Л., 1987.
Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции.— М.: Высшая школа, 1989.
Лаптев Ю. П. Занимательная генетика.— М.: Колос, 1982.
Нейфах А. А., Лозовская Е. Р. Гены и развитие организмов.— М.: Наука, 1984.

Глава IX

Бочков Н. П., Захаров А. Ф., Иванов В. И. Медицинская генетика.— М.: Медицина, 1984.
Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека: В 3 т.— М.: Мир, 1989.

Глава X

Дарвин Ч. Происхождение видов.— М.: Просвещение, 1987.
Рубайлова Н. Г. Формирование и развитие теории естественного отбора: Исторический очерк.— М.: Наука, 1981.

Стоун И. Происхождение: Роман-биография Ч. Дарвина.— М.: Политиздат, 1983.

Шарова И. Х. Проблемы теории эволюции.— М.: Знание, 1981.

Глава XI

Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности.— М.: Мир, 1985.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса.— М.: Наука, 1983.

Эволюция.— М.: Мир, 1981.

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение.— М.: Высшая школа, 1989.

Глава XII

Войткевич Г. В. Возникновение и развитие жизни на Земле.— М.: Недра, 1988.

Войткевич Г. В. Основы теории происхождения Земли.— М.: Недра, 1988.

Ганты Т. Жизнь и ее происхождение.— М.: Просвещение, 1984.

Иорданский Н. Н. Развитие жизни на Земле.— М.: Просвещение, 1981.

Мейен С. В. Следы трав индейских.— М.: Мысль, 1981.

Розанов А. Ю. Что произошло 600 миллионов лет назад.— М.: Наука, 1986.

Николов Т. Долгий путь жизни.— М.: Мир, 1986.

Глава XIII

Бердышев А. П. От дикорастущих растений до культурной формы.— М.: Наука, 1984.

Заварзин Г. А. Микробиология — двадцать первому веку.— М.: Знание, 1981.

Нейман Б. Я. Индустрия микробов.— М.: Знание, 1983.

Медников Б. М. Закон гомологической изменчивости.— М.: Знание, 1980.

Прокофьев М. И. Регуляция размножения сельскохозяйственных животных.— Л.: Наука, 1983.

Цицин Н. В. Теория и практика отдаленной гибридизации.— М.: Наука, 1983.

Глава XIV

Алексеев В. П. Становление человечества.— М.: Политиздат, 1984.

Джохансон Д., Иди М. Люси.— М.: Мир, 1984.

Итоги науки и техники. (Сер. «Антропология»):Т. 2 — М.: ВИНИТИ, 1987.

Корнеев П. В. Критика современных буржуазных и ревизионистских концепций человека.— М.: Высшая школа, 1981.

Лазунов Г. И., Гвоздовер М. И., Рогинский Я. Я. и др. Природа и древний человек.— М.: Мысль, 1981.

Ларичев В. Е. Сад Эдема.— М.: Политиздат,1980.

Линден Ю. Обезьяны, человек и язык.— М.: Мир, 1981.

Саган К. Драконы Эдема: Рассуждения об эволюции человеческого разума.— М.: Знание, 1986.

Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека: Т. 3.— М.: Мир, 1990.

Чебоксаров Н. Н., Чебоксарова И. А. Народы, расы, культуры.— М.: Наука, 1985.

Человек в прошлом, настоящем и будущем.— М.: Знание, 1981.

Югай Г. А. Антропосоциогенез: философские и психологические аспекты (от биологической к социальной форме движения).— М.: Мир, 1982.

Якушин Б. В. Гипотезы о происхождении языка.— М.: Наука, 1985.

Глава XV

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2 т.— М.: Мир, 1989.

Риклефс Р. Основы общей экологии.— М.: Мир, 1979.

Одум Ю. Основы общей экологии. Экология: В 2 т.— М.: Мир, 1986.

Пианка Э. Эволюционная экология.— М.: Мир, 1981.

Чернова Н. М., Былова А. М. Экология.— М.: Просвещение, 1988.

Экологические очерки о природе и человеке. — М., Прогресс, 1988.

Глава XVI

Гиляров А. М. Популяционная экология.— М.: Изд-во МГУ, 1990.

Глава XVII

Бродский А. К. Тропики, острова, биоценозы.— Л.: Наука, 1983.

Второв П. П., Дроздов Н. Н. Рассказы о биосфере.— М.: Просвещение, 1981.

Люсьен Лобье. Оазисы на дне океана.— М.: Гидрометеоиздат, 1990.

Мадагаскар.— М.: Прогресс, 1990 (Золотой фонд биосферы).

Миркин Б. М. Что такое растительные сообщества.— М.: Наука, 1986.

Мордкович В. Г. Степные экосистемы.— Новосибирск: Наука, 1982.

Сахара.— М.: Прогресс, 1990 (Золотой фонд биосферы).

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы.— М.: Прогресс, 1980.

Шеппард Ч. Жизнь кораллового рифа.— Л.: Гидрометеоиздат, 1987.

Глава XVIII

Биология охраны природы.— М.: Мир, 1983.

Гаврилов В. П. Путешествия в прошлое Земли.— М.: Недра, 1986.

Управление планетой Земля.— Ж. «В мире науки», 1989, № 11.

Фоули Р. Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека.— М.: Мир, 1990.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Алиханян С. И. 384
Астауров Б. Л. 144, 144
Ауэрбах Ш. 384

Б

Балтимор Д. 110, 110
Батурин Н. С. 393
Бернал Д. 321,321
Бернье Ф. 361
Бовари Г. 152
Бриджес К. 166, 173
Бэр К. 301
Бэтсон В. 209
Бэтсон У. 210

В

Вавилов Н. И. 186, 187, 367, 370, 372, 382
Вайнберг В. 250
Вейсман А. 152, 152
Вернадский В. И. 75, 455, 456, 457
Вильморен Ж. 374
Виноградский С. Н. 75
Вирхов Р. 10, 113
Волькенштейн М. В. 318
Вольтерр В. 434
Воронцов Н. И. 467

Г

Галеев Г. С. 393
Гаузе Г. Ф. 289, 290, 426
Геккель Э. 301, 301, 302, 351, 384, 394, 396
Гексли Дж. 282
Гуго де Фриз 147, 185, 185
Гук Р. 8

Д

Дарвин Ч. 238, 239, 240, 262, 264, 272, 278, 287, 289, 292, 301, 311, 322, 342, 354, 370, 371, 376
Дарт Р. 347, 350
Державин А. И. 383
Джонсон 376
Джохансон Д. 349
Дубинин Н. П. 258
Дюбуа Э. 351, 352

Ж

Жакоб Ф. 97, 98

З

Зюсс Э. 455

И

Иванов М. Ф. 392, 393
Ивановский Д. И. 106, 106
Иоганнсен В. Л. 153, 154
Ист Э. 376

К

Карпеченко Г. Д. 382, 382
Кельрейтер И. 376

Кимура 316
Ковалевский В. О. 295, **296**
Корнберг А. 90, **90**
Корренс К. 147
Крик Ф. 41, **42**, 43

Л

Лайель Ч. 332, 333
Лайон М. 212
Ламарк Ж.-Б. 4, 238, **239**, 278, 289, 311, 342
Лёб Ж. 322
Левежгук ван Антони 9
Либих Ю. 409
Линней К. 278, 341, 344, 348
Лобанов М. Е. 384
Лотка А. 434
Лукьяненко П. П. **392**, 393
Львов А. М. 97, **99**

М

Майр Э. 260, **261**, 286, 287, 292, 296, 300
Мак-Клинток Б. 188, 189
Мамонтов В. Е. 393
Медаварб П. 106
Мейстер Г. К. 383
Мёллер Г. Д. 166, **167**, 173, 193, 246, 384
Мендель Г. И. 147, **147**, 150, 152, 157, 164, 209, 258
Мечников И. И. 49
Миллер 322
Мишер Ф. 39
Моно Ж. Л. 97, **99**
Морган Т. Г. 166, **167**, 169, 173
Мюллер Ф. 301, **301**

Н

Навашин С. Г. 146, **146**
Надсон Г. А. 193, **193**, 384

О

Опарин А. И. 320, **320**, 321

П

Павлов И. П. 7
Панфилов З. И. 384
Пастер Л. **318**, 319
Пирсон К. 349
Писарев В. Е. 383
Полинг П. К. 315, **316**
Пустовойт В. С. 393

Р

Райт С. 258
Раппопорт И. А. 193, 384
Реди Ф. 319
Ремесло В. Н. 393
Робсон Дж. 384
Рогинский Я. Я. 348
Родс 378
Ромашов Д. Д. 258

С

Салганик Р. И. 384
Самнер Дж. 24
Сахаров В. В. 193, 384
Северцов А. Н. **304**, 305
Серебровский А. С. 242, **243**
Стадлер Л. 384
Стертевант А. 173
Струнников В. А. 179, 377, 393
Сэттон В. 152

Т

Темин Г. 110, **110**
Тимофеев-Ресовский Н. В. 43, 203, 204, **205**
Тодд А. 43
Тульп Н. 341

У

Уилкинс М. 40, **41**
Уоллес А. Р. 238, 339, **339**
Уотсен Дж. 41, 43

Ф

Филиппов Г. С. 193, 383
Фишер Р. 258
Фокс 323
Франклин Р. 40
Френкель-Конрад 109

Х

Хаджинов М. И. 191, 378, **379**, 393
Харди Дж. 250
Хилл Р. 69
Холдейн Дж. **320**, 321

Ц

Цингер Н. В. 294
Цицин Н. В. 383
Цукеркандль Э. 315

Ч

Чаргафф Э. 40
Чек Т. 324, **324**
Черман Э. 147
Четвериков С. С. **243**, 244

Ш

Шванн Т. 9
Шелл Дж. 376
Шехурдин А. П. **392**, 393
Шлейден М. 9
Шмальгаузен И. И. 270, **270**, 302
Шмидт К. 31
Шпеман Г. 124

Э

Энгельгардт В. А. 81, **81**
Энгельс Ф. 360

Ю

Юри 322

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Жирным шрифтом обозначены страницы, на которых помещены рисунки

А

Абиогенез 320
Австралопитек 346, **346**, 348
Агроценоз 399
Адаптация 272, 402
— к влажности 404
— морфологическая 403
— поведенческая 404
— физиологическая 403
Акклимация 402
Аккумулятор энергии 67
Акросома 140
Акселерация 368
Аллель 154
— сочетание случайное 164
Аллелизм множественный 185
Аллогенез, идиоадаптация 305, **306**, 307
Аллополиплоид 380
Амилаза 34
Амилопектин 34
Аминокислота 21
Анабиоз 17
Анализ компьютерный 477
— — закономерности межвидовой конкуренции 494
— — — молекулярной эволюции 485
— — менделевского наследования 477
— рентгеноструктурный 21
Анафаза 117
Андрогамон 142
Андрогенез 144
Аномалия наследственная 235
— — обмена веществ 235
— — — лечение 235
Антиген 30
Антикодон 94
Антипараллельность 86
Антипод 145
Антитело, иммуноглобулин 30, 218
— разнообразие 218
— — генетические основы 219
— строение **218**
Антропогенез 341
— место основных этапов 357
Аппарат Гольджи 56, 57
Арогенез, ароморфоз 305
Ароморфоз 305
Архантроп 351
Ассимиляция 6
Атавизм 311, **312**
Атмосфера древней Земли 321
Аутополиплоид 380
Аутэкология, экология особей 395

Б

Бактериофаг, фаг 107
Банк генов 105
Белки биосинтез 93—101
— — трансляция 93
— — — регуляция 96
— — транскрипция 96
— глобулярные 23
— гормоны 26, 27
— основа специфичности 83
— регуляторы физиологических процессов 26
— синтез на полисоме **97**

— — на рибосомах 95
— — схема регуляции 101
— средства защиты организма 27
— строение молекулы 18
— -транспортеры 27
— -ферменты 24
— фиблярные 24
— финкция биологическая 25
— — двигательная 31
— — энергетическая 31
— значение эволюции точечных мутаций 315
Биогеоценоз 5
Биология 4
— общая 5
Биомасса 448
— продуцентов 451
Биополимер образование 323
— эволюция 323
Биосфера 5, 455
— развитие, современный этап 457
Биоценоз 423
Бластула 121, 122
Близнецы дизиготные, разнояйцевые 232
— индентичные 233
— монозиготные, однояйцевые 232
Богатство видовое 440
Болезни хромосомные 227
Борьба с загрязнениями 467
— за существование 262
— — виды 264
— — — внутривидовая 264
— — — межвидовая 264
— — главная причина 263
Буферность 16

В

Вакуоль 57
Веретено митотическое 63, 64
Вещество гидрофильное 17
— гидрофобное 17
— живое 456
— канцерогенное 221
— косное 456
— органическое 17
— — биополимер 18
Вид биологическая концепция 279
— критерии генетические 279
— — морфологические 279
— — репродуктивной изоляции 281
— — эколого-географические 280
— определение 281
— развитие представлений 278
— структура популяционная 412
Видообразование 286, 287, 291
— аллопатрическое, географическое 292
— генетическая основа 290
— гибридное 287
— изоляция как пусковой механизм 289
— иллопатрическое 290
— симпатрическое 290, 293
— филетическое 286
— хромосомная перестройка 291
— эволюционная роль 295
Виды-доминанты 444
— ценофобы 444
— -эдификаторы 444
Вирус 106—112
— инфекционные агенты 106
— онкогенные 222
— размножение 109
— строение 107
— факторы изменения генетической информации 112
Включения клеточные 64
Вода реакция гидролиза 17
— роль в живой системе 17
Воды природные 465
— — загрязнение 465
— эндогенные 38
Волны популяционные 260

Г

Галактоза 33
Гаметогенез 144
Гамета 139
— кроссоверная 167
Гамоны 142
Гаструляция 122
Гексоза 32
Гемоглобин 23
Гемофилия 177, 231
— наследование 178
Ген 148
— строение 149

Генетика 147
Геном 148
— закономерности изменений в эволюции 313
— организация 148
Генотип 154, 160
Генофонд 242
Гены активность дифференциальная 201
— аллельные, аллели 154
— внеядерные 190
— действие плейотропное 205
— полиморфные 242
— признаки в развитии 206
— простые формы поведения
— супрессоры, подавители 161
Гетерозиготность 246
— величина комбинативной изменчивости 247
— природных популяций 246
Гетерозис 376, 377
Гетерополисахарид 35
Гетеротроф 406
Гиалоплазма, цитозоль 46
Гибридизация 150
— внутривидовая 380
— отдаленная 380, 381
— полиплоидная 380
Гибриды второго поколения 151
— отдаленные 381
— типы 377, **378**
Гигрофит 405
Гидробиология 396
Гидрофит 405
Гиногамон 142
Гипотеза доминирования 376
— сверхдоминирования 377
Гистогенез 122
Гликоген 35
Гликолиз 77
— аэробный 78
Гликолипид 37
Глюкоза 33, 77
Гомеостаз 46
Гомополисахарид 35
Гонады 139
Гормон 26, 27
— адренокартикотропный (АКТГ) 26
— глюкагон 26
— инсулин 2, 26
— роста 26
— тиреотропный (ТТГ) 26
— функции 26
Граны 68
Грацилизация 368
Гуанин (Г) 40

Д

Двойники экологические, экологические эквиваленты 441, **442**
Дегенерация, катагенез 306
Дезоксирибоза 32, 39
Деление клеточное 130
Детерминация 200
Детритофаги 425
Диапазоны устойчивости, толерантность 408, **408**
Дивергенция 287, **289**, 308, **308**
Диски 201
Дискретность 6
Диссимиляция 6
Дифференцировка 199, 201
Диффузия 47
Доместикация, одомашнивание 370
Доминанты 151
Доминирование 151
— неполное 155, 156
Дрейф генов 258

Е

Емкость среды 154

Ж

Жгутик 61
«Жертва — эксплуататор» 425
Живое 318
Животное гомойтермное 403
— домашнее 373
— — происхождение 373
— — центры одомашнивания 373
— пойкилотермное 403
— трансгенное 215, 216, **217**, 387
— химерное 215, **215**, **216**
Жиры общая характеристика 37

З

Загрязнитель 464
Закон биогенетический 302
— гомологических рядов 186
— расщепления 151
— Харди — Вайнберга 250, 252, 258
— — биологический смысл 251
Зародыш животных 121
— — развитие 121
— — — влияние внешней среды 124
— — — постэмбриональное 125
— — — эмбриональное 121
— — — — гистогенез 122
— — — — органогенез 122
Защита иммунитетная 27
Зигота 121, 173
Зона контакта, перекрывания 284, 285
Зоофаги 429

И

Идиоадаптация, аллогенез 305, 306
Изменчивость 6, 180
— генетическая 244
— клинальная 282, 283
— комбинативная 180
— модификационная 180, 197
— наследственная, генотипическая 180
Изолят географический 283
Изоляция временная 255
— вторичная, репродуктивная 250
— первичная 254
— пространственная, географическая 254
— физиологическая 257
— экологическая 254
Иммоглобулин, антитело 30, 218
— разнообразие 218
— — генетические основы 219
— строение 218
Иммунитет 218
Иммуногенетика 218—220
Индуктор генетический 214
Индукция эмбриональная 124
Инженерия генная 101—105, 387
— — задачи 101
— — методы 102
— клеточная 385
— новейшие методы селекции 385
— хромосомная 386
Интеграция 110
Интерфаза 113
— периоды 115
— — постсинтетический 115
— — пресинтетический 115
— — синтетический 115
Интерференция 425
Интерферон 30
Итроны 149
Информация генетическая 83—86

К

Кадон, триплет 92
Капсид 107
Кариоплазма, ядерный сок 54
Кариотип человека 226
Карпофаг 429
Карта генетическая 169, 228, **229**
— — использование 172
— — построение 169
— — новые методы построения 171
— цитологическая 169
Катагенез, дегенерация 306
Катастрофы экологические 446
Кислота аденизинтрифосфорная, АТФ 45
— — синтез **72**
— дезоксирибонуклеиновая, ДНК 39—44, **41**
— — строение **42**, **43**, **44**
— — — двуспиральная молекула **44**
— рибонуклеиновая, РНК 39, 44, 45
— — информационная, и-РНК 44
— — рибосомная, р-РНК 44
— — транспортная, т-РНК 44
Кислоты жирные 36
— — ненасыщенные, непредельные 37
— нуклеиновые 38
Клетка 5, 8, **9**, 11
— апикальная 126
— археспориальная 145
— базальная 126
— вегетативная 144
— гаплоидная 134
— генеративная 144
— деление, мейоз 134
— — митотическая 133

— диплоидная 134
— животная 53
— жировая 53
— история изучения 8
— механизм взаимодействия 129
— обратимость дифференцированного состояния 213
— опорно-двигательной системы 60
— полиплоидная 119
— половая, гамета 133, 139
— — женская, яйцеклетка 139, 140
— — — развитие, оогенез 139, 140
— — мужская, сперматозоид 139, 140
— — — развитие, сперматогенез 139, 139
— — растений 144
— прокариотическая 8
— размножение 113—120
— растительная 53, 53
— специализация 127—129
— структуры внутренние 14
— устройчивость дифференцированного состояния 213
— формы 13
— химический состав 15, 16
— эукариотическая 8, 12, 64, 64
— — схема симбиотического образования 329
Клетчатка 35
Климакс 443
Клонирование 102, 103
— стадия лигирования 103
— — рестрикция 103
— — скрининга 103, 104
Клон 102, 133
Код генетический 91, 92, 93
Компленарность 42, 86
Компоненты мембранные 46
— немембранные 46
Конвергенция 309
Конкуренция 426
— межвидовая 425
Консультирование медико-генетическое 236
Консументы 424, 448
Контакты межклеточные 51, 52
Контроль иммунологический 222
Крахмал 35
Кроманьонец 358, 360
Кроссинговер, явление перекреста 134, 166
Круговорот азота 462, 462
— биогенный, биогеохимический цикл 457
— веществ 447
— — биотический 456
— — в экосистемах 452, 453
— воды 458, 459
— углерода 459, 460
Культура клеточная 130

Л

Лактоза 33
Лейкопласт 59
Летопись палеонтологии 332
Лифоцит 220, 220
Липид 36—38
— функция запаса питательных веществ 37
— — структурная 37
— — терморегуляции 37
— — энергетическая 37
Липопротеид 37
Листок зародышевый 122
Люди верхнепалеотические 361
— древнейшие 351

М

Макромолекула 18
Макроэволюция 239
Мальтоза 33
Маскировка 273, 274
Матрикс 59, 78
Медиатор 52, 130
Мезодерма 122
— схема образования 302
Мейоз 134, 135
— место в жизненном цикле 137, 138
— стадия анафазы 137
— — диакинеза 136
— — диплотены 136
— — интеркинеза 137
— — метафазы 136
— — прометофазы 137
— — профазы 137
— — телофазы 137
Мембрана биологическая 325
— — образование 325, 326

— — эволюция 325, 327
— плазматическая, плазмалемма 46
— строение 46
— функции 49—50
— цитоплазматическая 47
Метаморфоз 125, **126**
— неполный **125**
Метафаза 117
Метод, анализ рентгеноструктурный 21
— близнецовый 233
— геля историческая 7
— гибридологический 150, 169
— дифференциальной окраски хромосом 343
— дифференцированного центрофугирования 12
— меченых атомов 12
— микроскопия флуорисцентная 45
— моделирования 7
— наблюдения 7
— сравнительный 7
— цитологический 169
— экспериментальный 169
— электронно-микроскопического фотографирования 84
Механизмы изолирующие 254
Миграция аллелей 252
— — в человеческих популяциях 253
— атомов биогенная 456
Микроворсинки 49
Микрогаметогенез 144
Микропиле 145
Микроспорогенез 144
Микротрубочка 61
Микрофиламент 60
Микроэволюция 239
Мимикрия 273, **274**
Митоз 113, 116
— биологическое значение 120
— стадия анофазы 117
— — метафазы 117
— — прометафазы 116
— — профазы 116
— — телофазы 118
Митохондрии 48, 58
Модели математические в экологии 396
Моделирование компьютерное системы «хищник — жертва» 490
«Молеклярные часы эволюции» 316
Молекулы белковые 19, 21, **22**, 23
Моногибрид 150
Монозы 31
Мономеры 18
Монофилия 311
Морфоз 198
Мутагенез искусственный 194
— экспериментальный 383
Мутаген биологический 193
— свойства 193
— химический 193
Мутализм 425, 436
— животных 437
— облигатный 436
— роль в образовании органических веществ 436
— факультативный 436
Мутация 184, **208**
— генеративная 184
— генная 184
— летальная 207, **208**, 209
— получение экспериментальное 193
— рецессивная 244
— соматическая 184

Н

Наследование аутосомно-доминантное 230, **230**
— аутосомно-рецессивное 230, **231**
— независимое 157
— ограниченное полом 177
— сцепленное 166
— — с полом 175, **176**
— с *X*-хромосомой 231
Наследственность 6, 147
— положения хромосомной теории 172
— цитоплазматическая 189
Насос натрий-калиевый 48—49
Неандертальцы, палеонтропы 354
Неоантропы 356
Никрофаг 429
Ниша фундаментальная 411
— экологическая 410, **410**
Норма реакции 196
Нуклеозид 40
Нуклеотид 40

О

Обезьяны ископаемые 345
Обмен веществ 5
Одомашнивание, деместикации 370
Окисление биологическая роль 76
Окраска покровительственная 273, 273
— предупреждающая, угрожающая 274, 275
Олигосахарид 33
Онтогенез 112, 120, 301, 302
— период взрослого организма 120
— — зародышевый, эмбриональный 120
— — постэмбриональный 120
— — развития 120
— растений 126
Оогенез 139, 140
Оперон 98
Оплодотворение 137
— биологическое значение 146
— внутреннее 142
— двойное 145, 146
— у животных 141
— у растений 144
— стадия проникновения 142
— — слияния 142
Оптимум 408
Опыты Г. Ф. Гаузе 427
— Л. Пастера 319, 319
— Ф. Реди 319
Органелла 14
Организация живой материи 5
Организм 387
— автотрофный 76
— гетеротрофный 76
— дигетерозиготный 157
— развитие 6
— рост 6
— свойства 5
— смерть 127
— способы питания 327
— стенотермный 402
— строение 126
— трансгенный 216
Органогенез 122
Орган генеративный 132
— провизорный 125
— репродуктивный 132
Осеменение наружное 142
Осморегуляция 33
Основание азотистое 40
— пиримидиновое 39
— пуриновое 40
Особа гетерозиготная 152, 155
— гомозиготная 151, 155
Отбор дизруптивный 271
— естественный 264—266
— — форма движущая 267, 268
— — стабилизирующая 269, 269
— искусственный 373
— — тип индивидуальный 374
— — — массовый 374

П

Палеоантроп, неандерталец 354
Палеоэкология 396
Параллелизм 309, 310
Пантогенез 137
Партеногенез 137
Пенетрантность 203, 204
Перестройки хромосомные 184
Пермеазы 48
Пиноцитоз 49, 50
Пирамида потоков энергии 450, 451
— численности 451
— экологическая 449
Питекантроп 353
Плазмалемма 46
Плазмиды 101, 191
Пластиды 59
Поведение генетические основы 225
Пол определение 178
— — варианты 173
— — хромосомное 174
Полимерия 162
Полимер 18
Полиморфизм инверсионный 246
— хромосомный 246
Полиозы 31
Полипептиды 19
Полиплоид 380
Полисахарид 33—35, 35
Полифилия 312
Полуконсервативность 86
Популяция 240, 394, 411
— изолированная 283, 290

— плотность 413, 419, **420**
— природная 249
— различных частей видового ареала 240
— состав возрастной и половой 241
— структура 395, 412
— численность 412, 413, 414, 418
Поток энергии 488
Почва истощение и загрязнение 466
Правило Бергмана 403
— доминирования 150
— минимума 409, **409**
— предварения 404
Прерывистость 88
Признак качественный 194
— — влияние условий среды 195
— количественный 195
— — влияние условий среды 196
— наследования 161
— расхождения, дивергенция 287, **289**, 308, **398**
— расщепления 151
— рецессивный 151
Принцип Гаузе 427, 428
— дивергенции 289, **289**
— матричный 84
— конкурентного исключения 426, 427, 428
Проблемы экологические 467
Прогресс биологический 304, **307**
— морфо-физиологический 305
Продуктивность 440
Продукция 448
— вторичная 449
— первичная воловая 449
— — чистая 449
Продуценты 424, 448
Прокариота 8
Прометафаза 116
Промотор 149
Простагландиды 38
Профаза 116
Процесс биологический 402
— денатурации 24
— мутационный 191, 234
— эволюционный 295, 307
Псевдогены 315
Пуффы 201, **201**

Р

Радикалы 19
Развитие постэмбриональное 125
— эмбриональное 202
Раздражимость 6
Размножение бесполое 132
— — вегетативное 132
— половое 132, 137, 153
— — партеногенез 137
Разнообразие видовое 440
— природное 466
Рак наследственность 221
— теория вирусо-генетическая 222
Расизм 368
Расогенез 365
Растение генетическое 343
— культурное 371, **372**
— световое 406
— теневое 406
— трансгенное 387, **388**
Расщепление гибридов 152
— статистический характер 164
— типичное 165
Расы человека 362—366, **363**
— австралоиды 363
— америанды 362
— возникновение 364
— европеоиды 362
— монголоиды 362
— негроиды 362
— происхождение 365, **365**, 366
Реакция фотопериодическая 407
Регресс биологический 305
Редуцент 424, 448
Резус-фактор 235, **236**
Репарация 192
Репликация 88
— эукариотической ДНК 89
Репрессор 98
Реснички 61, **61**
Рестриктазы, рестрикционные эндонуклеазы 102, 361
Решетка Пеннета **158**, 159
Рибоза 32
Рибосомы 63, **64**
Родословные 230
Рождаемость 415

— абсолютная 415
— регулирование 467
— удельная 415
Рост логистический **415**, 418
— народонаселения 463
— экспоненциальный 414
Рудимент 310

С

Сайт функциональный 471
Сахарид, углевод 31—36
Сахароза 33
Связь водородная 21
— пептидная 19
— трофическая, пищевая 424
Селекция 369, **370**
— животных 389
— клеточная 386
— комбинационная 374
— крупномасштабная 390, **391**
— методы классические 376
— успехи 390
— этапы 370
Серия аллелей 186
Сеть трофическая 451
Сеть эндоплазматическая ЭПС 56, **56**
Синапс 52
Синтез абиогенный 322
Система аденилатциклазная 50, **51**
— вакуолярная 57
— иммунная 28, **29**
— «хищник — жертва» 432, **433**
Скрещивание анализирующее 155
— дигибридное 157, **158**, 159
— полигибридное 160
Смертность 415
Смог **464**
Сок ядерный, кариоплазма 54
Сообщество 394, 423
— влияние на эволюцию человека 446
— изменения в ходе сукцессий 444
— проблемы границ 441
— структура, состав 434
— — экологическая 441
Сохранение природных сообществ 468
Сперматогенез 139, **139**
Сперматозоид 139
— строение **140**
Смермацит 140
Спермий 144
Сплайсинг 149
Спорангий 139
Спорогенез 144
Среда обитания 398, 400
— селективная 386
Стадия нейрулы 122
Стенобионт 408
Стерильность цитоплазматическая мужская 191, 378, 379, 380
Стратегия экологическая 421—423
Структура видовая 424
— пространственная 424
— экологическая 424
Субстрат 98
Сукцессия 443, **443**
Суперовуляция гормональная 390
Супрессор 161
Сходство генетическое 343

Т

Таксоны возникновения 296
Тело биокосное 456
Телофаза 118
Тельце Барра 211, **211**
Теория абиогенеза 320
— биопоэза 321
— клеточная 9, 10, 14
— мутационная 186
— хромосомной наследственности 173
Терморегуляция 403
Тимин (Т) 39, 40
Ткани восстановления 27
Толерантность, диапазон устойчивости 408, **408**
Тотипотентность 386
Транскрипция 90, 91
— обратная 110, **222**
Трансплантация 390
Транспорт мембранный 46
— молекулярный **48**
— нейтри-калиевый насос 48, 49
Трансформация бактерии **104**
Триплет, кадон 92

У

Углевод моносахарид 31
— — гексоза 32
— — дезоксирибоза 32
— — моноза 31
— — эритроза 32
— полисахарид амилоза 34
— — амилопектин 34
— — гликоген 35
— — клетчатка 35
— — крахмал 35
— — лактоза 33
— — мальтоза 33
— — олигосахарид 33
— — сахарид 31—36
— — сахароза 33
— — функция 35, 36
Урацил 39
Уровень трофический 449
— — консументы 449
— — продументы 449

Ф

Фаги, бактериофаги 107
Фагоцитоз **50**
Фаза покоя 115
Фактор абиотический 401
— ограничивающий 408
— регулирующий 408
— среды мутагенный 192
— экологический 399, 401
Фенотип 154
Фермент 24
— группы 25, 26
— липаза 25
— уреаза 25
Филамент 60
Филогенез 301
Флагоцитоз 49
Формы клеток **13**
Фосфолипид 37
Фосфорилирование кислотное 81
Фотализ 69, **70**, **72**
Фотопериодизм 406
Фотосинтез 66
— процессы 70
— схема **73**
— фаза световая 68, **72**
— темновая 71, **72**
Фототрофы 406
Фруктоза 33
Функция интенсификации 299

Х

Хемосинтез 74
Химеры 214
«Хищник — жертва» 432, **433**, 490
Хлоропласт 59, **59**, 67
Хромосомы 54
— интерфазные **116**
— карта генетическая 169
— метафазные **116**
— набор стандартный у человека 226
— окраска дифференциальная 117
— половые 174
— типы 227
X-хромосомы 210, 211, **212**

Ц

Центр клеточный 62, 63
Центриоль 62, **63**, 140, **140**
Цепь пищевая 451
— полипептидная 19
— трофическая 449, 451
Цикл биогеохимический 457, 458
— клеточный 113, **114**
— Кребса, трикарбоновых кислот 78, 79
— митотический **115**
Цитозин (Ц) 39, 40
Цитозоль, гиалоплазма 46
Цитокинез 118, **118**
Цитоплазма 14, 46
— состояние 191
Цитоскелет 60

Ч

Человек происхождение, история вопроса 341
— — палеонтологические доказательства 345
— родственники современные 342
— современный 358

— умелый 349
Численность динамика 416
— — математические модели 416, 434
— — практическое значение 434
— регуляция 446
Чоппинги, бифасы 356

Э

Эволюция биологическая 358
— гоминид 351, **355**
— нейтральная 317
— правило необратимости 311
— роль видов 300
— синтетическая теория 279
— соотношение направлений 307
Эврибионт 408
Эквиваленты экологические, двойники экологические 441, **442**
Экзон 149
Экзоцитоз 49
«Экологические катастрофы» 446
Экосистемы компоненты 424
Экспонента 414, **415**
Экспрессивность 203
Эктодерма 122
Экология 394
— взаимосвязь с другими науками 396
— животных 396
— микроорганизмов 396
— особей, аутэкология 395
— популяционная 395
— разделы 394
— растений 396
— роль в решении практических задач 397
— экосистемная 396
Экосистема 394
Элемент биогенный 16
— вирусоподобный 191
— плазмида 101, 191
Эмбриология 123
Эндосимбиоз 436
Эпистаз 161, **162**
Эритроза 32
Эритроцит 84
Эукариота 8, 120
— образование 328
— одноклеточная 331
Эухроматин 212

Я

Явление перекреста, кроссинговер 166
Ядро 54, **55**
Яйцеклетка развитие 139, 140, **140**

ОГЛАВЛЕНИЕ

Как пользоваться учебником 3

Введение 4

Раздел I. БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ: КЛЕТКА, ОРГАНИЗМ 8

Глава I. **Химия клетки** . . . . —

§ 1. Клетка: история изучения . . . —
§ 2. Особенности химического состава клетки. Органические вещества . . 15
§ 3. Органические соединения. Белки 18
§ 4. Биологические функции белков 24
§ 5. Углеводы 31
§ 6. Липиды 36
§ 7. Нуклеиновые кислоты. АТФ . . 38

Глава II. **Клеточные структуры и их функции** 46

§ 8. Биологические мембраны. Функции плазмалеммы . . . . —
§ 9. Мембранные органеллы клетки 54
§ 10. Немембранные органеллы клетки 60

Глава III. **Обеспечение клеток энергией** 66

§ 11. Механизм фотосинтеза. Хемосинтез 67
§ 12. Обеспечение клеток энергией вследствие окисления органических веществ 76

Глава IV. **Наследственная информация и реализация ее в клетке** 83

§ 13. Генетическая информация . . . —
§ 14. Репликация ДНК 86
§ 15. Транскрипция. Генетический код 90
§ 16. Биосинтез белков 93
§ 17. Генная инженерия 101
§ 18. Вирусы 106

Глава V. **Воспроизведение биологических систем** 112

§ 19. Размножение клеток 113
§ 20. Индивидуальное развитие клеток 120
§ 21. Взаимоотношения клеток в многоклеточном организме 127
§ 22. Половое и бесполое размножение 132
§ 23. Образование половых клеток и оплодотворение 139

Раздел II. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ 147

Глава VI. **Основные закономерности явлений наследственности** . . . . . —

§ 24. Современное представление о гене 148
§ 25. Моногибридное скрещивание. Первый закон Менделя 150
§ 26. Аллельные гены. Анализирующее скрещивание 154
§ 27. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Второй закон Менделя . . 157
§ 28. Неаллельные взаимодействия генов 160
§ 29. Статистическая природа генетических закономерностей 163
§ 30. Сцепленное наследование генов 166
§ 31. Генетические карты 169
§ 32. Генетика определения пола . . . 173
§ 33. Сцепленное с полом наследование 175

Глава VII. **Основные закономерности явлений изменчивости** 180

§ 34. Комбинативная изменчивость . . —
§ 35. Мутационная изменчивость . . . 182
§ 36. Множественный аллелизм. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости 185
§ 37. Мобильные генетические элементы 188
§ 38. Цитоплазматическая наследственность 189
§ 39. Причины возникновения и искусственное получение мутаций 192
§ 40. Взаимодействие генотипа и среды. Модификационная изменчивость 194

Глава VIII. **Генетические основы индивидуального развития** 199

§ 41. Основные закономерности функционирования генов в ходе индивидуального развития . . . . —

§ 42. Проявление генов в развитии. Плейотропное действие гена 203
§ 43. Летальные мутации 207
§ 44. Особенности проявления x-хромосомы у самок млекопитающих 210
§ 45. Наследование дифференциального состояния клеток. Химерные и трансгенные организмы 213
§ 46. Иммуногенетика 218
§ 47. Индивидуальное развитие и проблема рака 221
§ 48. Генетические основы поведения 223

Глава IX. **Генетика человека** . . . 226
§ 49. Хромосомы и генетические карты человека . . . . —
§ 50. Анализ родословных 229
§ 51. Близнецы 232
§ 52. Лечение и предупреждение некоторых наследственных болезней человека 234

Раздел III. ЭВОЛЮЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА 238

Глава X. **Факторы эволюционного процесса** 239
§ 53. Популяция — элементарная эволюционирующая единица 240
§ 54. Генетическая изменчивость в природных популяциях 242
§ 55. Принцип популяционного равновесия. Закон Харди — Вайнберга . . . 249
§ 56. Миграция 252
§ 57. Изоляция 254
§ 58. Случайные процессы в популяциях. Дрейф генов 258
§ 59. Естественный отбор — направляющий фактор эволюции 262
§ 60. Формы естественного отбора . . . 267
§ 61. Адаптация как результат взаимодействия факторов эволюции . . . 272

Глава XI. **Видообразование и макроэволюционный процесс** 278
§ 62. Концепция вида . . . . —
§ 63. Популяционная структура вида 282
§ 64. Видообразование 286
§ 65. Типы видообразовательного процесса 292
§ 66. Эволюционная роль видообразования 295
§ 67. Основные направления эволюционного процесса 301
§ 68. Некоторые правила и закономерности эволюционного процесса 308
§ 69. Принципы молекулярной эволюции 313

Глава XII. **Возникновение и развитие жизни на Земле** 318
§ 70. Сущность жизни. Представление о возникновении жизни на земле . . —
§ 71. Образование биологических мономеров, биологических полимеров и систем с обратной связью 321
§ 72. Формирование мембранных структур и эволюция пробионтов 325
§ 73. Развитие жизни на Земле . . . 330
§ 74. Развитие жизни на Земле: эволюция многоклеточных 332

Глава XIII. **Возникновение и развитие человека — антропогенез** 341
§ 75. Развитие взглядов на происхождение человека . . . . —
§ 76. Палеонтологические доказательства происхождения человека 345
§ 77. Эволюция гоминид 351
§ 78. Люди современного типа 356
§ 79. Расы современного человека . . . 362

Глава XIV. **Генетика и селекция** . . . 369
§ 80. Селекция как процесс и как наука —
§ 81. Искусственный отбор 373
§ 82. Классические методы селекции . . 376
§ 83. Новейшие методы селекции . . . 385

Раздел IV. ЭКОЛОГИЯ 394

Глава XV. **Экология как наука. Жизнь и среда обитания** . . . . —
§ 84. Предмет, основные задачи экологии —
§ 85. Живые организмы и среда их обитания 398
§ 86. Влияние основных абиотических факторов на живые организмы . . . 402

§ 87. Общие закономерности воздействия абиотических факторов. Экологическая ниша 408

Глава XVI. **Популяции** 411

§ 88. Понятие популяции в экологии . . —
§ 89. Динамика численности популяции 414
§ 90. Колебания численности и гомеостаз популяций 418
§ 91. Экологические стратегии 421

Глава XVII. **Сообщества и экосистемы** 423

§ 92. Сообщества — сложные многовидовые системы . . . . —
§ 93. Конкуренция 426
§ 94. Взаимодействия типа «жертва — эксплуататор» 431
§ 95. Мутуализм и его роль в сообществах 436
§ 96. Состав и структура сообщества . . 439
§ 97. Смены сообществ — сукцессии . . 443
§ 98. Сообщества и эволюция. Причины экологических катастроф прошлого . . 445
§ 99. Круговорот веществ и поток энергии в экосистемах. Продуктивность экосистем 447

Глава XVIII. **Биосфера и место в ней человека** 455

§ 100. Границы и историческое развитие биосферы . . . . —
§ 101. Глобальные биогенные круговороты 457
§ 102. Основные экологические проблемы современности 463
§ 103. Пути решения экологических проблем 467

Математическое изучение биологических процессов и явлений 469
Использование ЭВМ в молекулярной биологии и генетике 470
Компьютерный анализ менделевского наследования 477
Компьютерный анализ закономерностей молекулярной эволюции 485
Компьютерное моделирование системы «хищник — жертва» 490
Компьютерный анализ закономерностей межвидовой конкуренции 494
Лабораторные работы 497
Приложение 519
Рекомендуемая литература 524
Именной указатель 528
Предметный указатель 531

Учебное издание

Рувинский Анатолий Овсеевич
Высоцкая Людмила Васильевна
Глаголев Сергей Менделевич
Дымшиц Григорий Моисеевич
Колчанов Николай Александрович и др.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УЧЕБНИК ДЛЯ 10—11 КЛАССОВ
ШКОЛ С УГЛУБЛЕННЫМ ИЗУЧЕНИЕМ БИОЛОГИИ

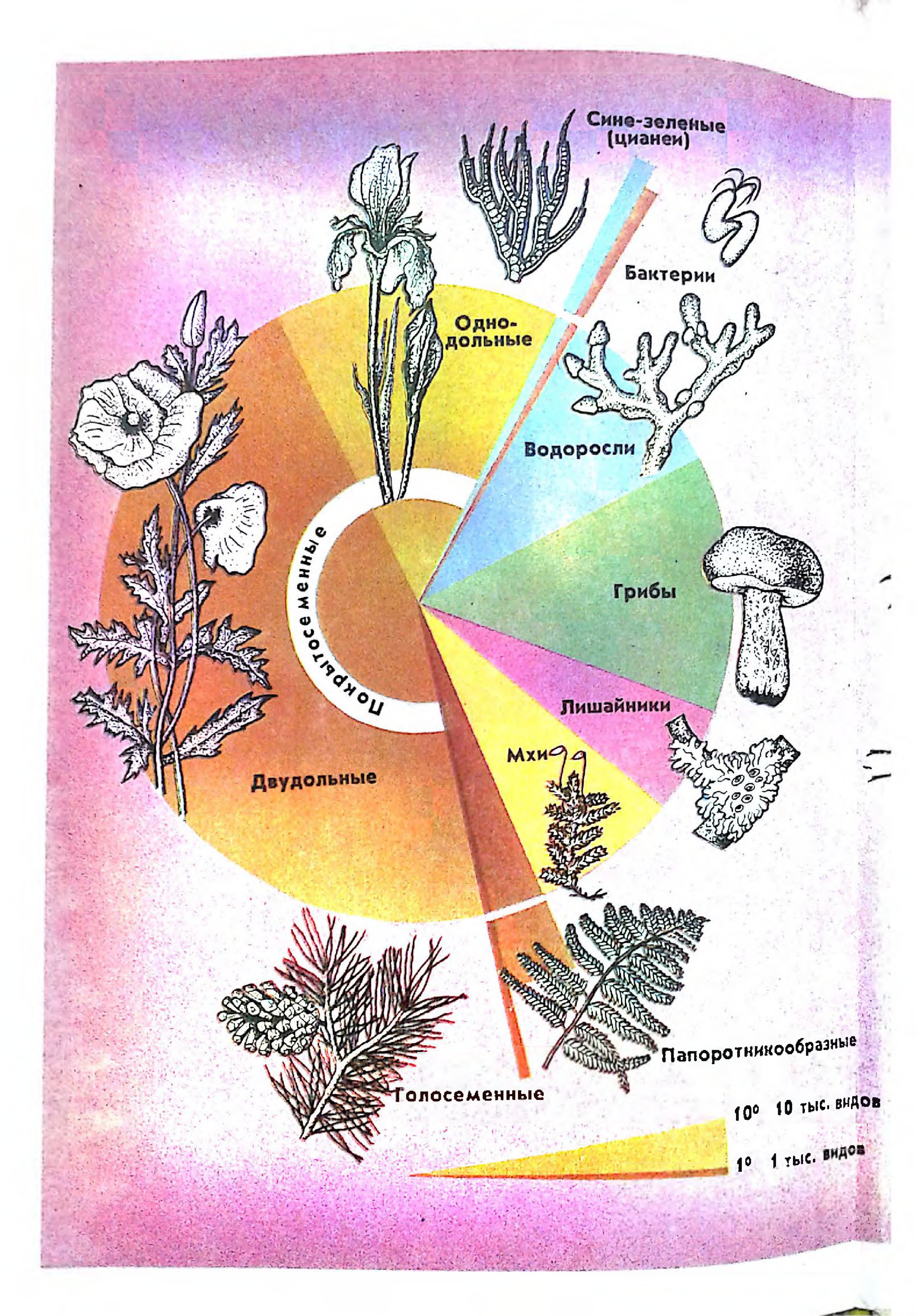
Зав. редакцией В. И. Сивоглазов
Редактор Л. А. Приходько
Художники С. Ф. Лухин, П. Т. Грицюк, Т. Я. Демина
Художественный редактор Т. В. Бусарова
Подбор иллюстраций Л. П. Зверевой
Технический редактор Е. Н. Зелянина
Корректоры Т. С. Крылова, И. Н. Панкова

ИБ 14248

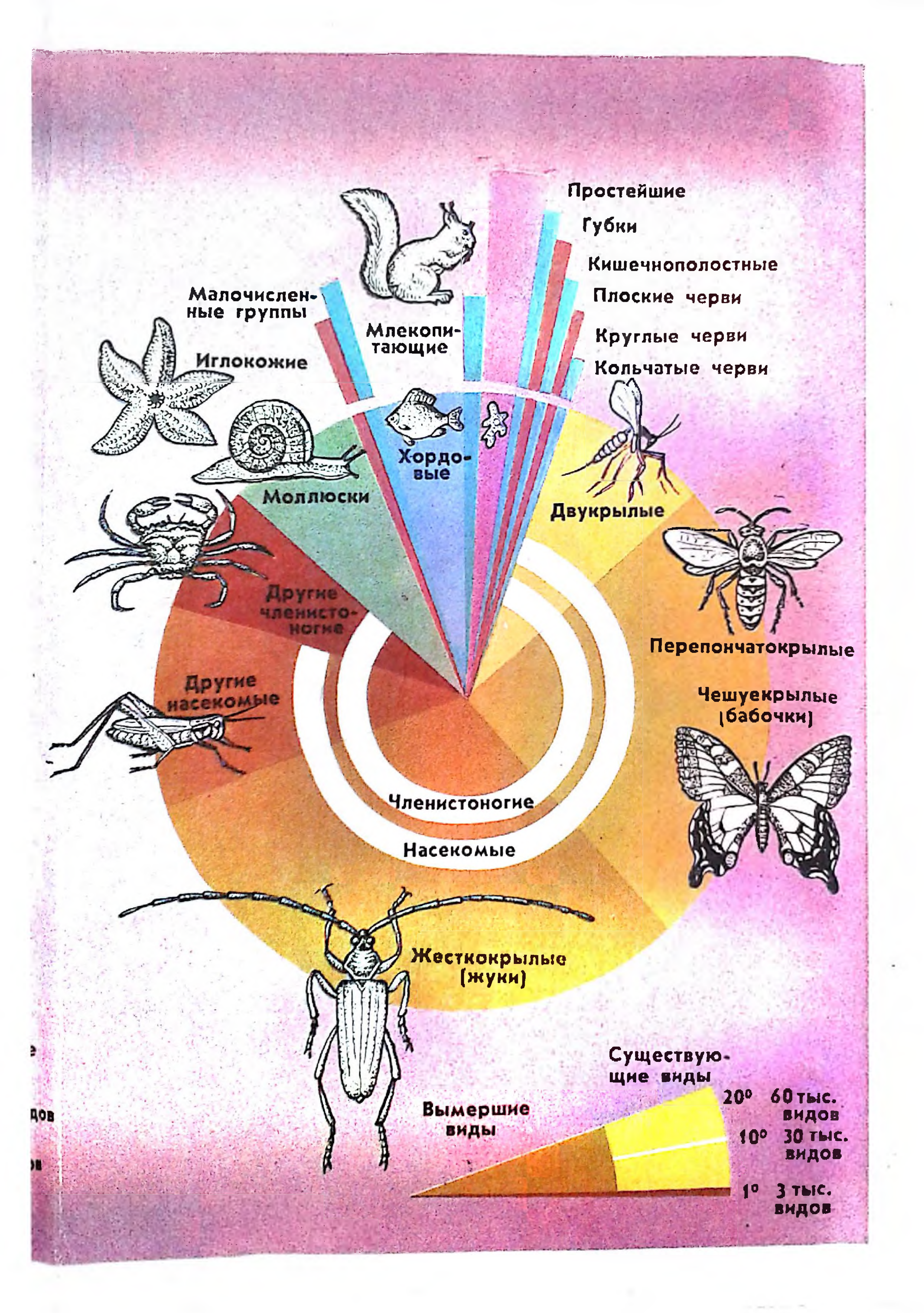
Сдано в набор 12.09.91. Подписано к печати 29.01.93. Формат 70×90¹/₁₆. Бумага офсетная № 1. Гарнит. литературная. Печать офсетная. Условн. печ. л. 39,78+0,29 форз. Условн. кр.-отт. 160,65. Уч.-изд. л. 40,80+ +0,38 форз. Тираж 267 000 экз. Заказ № 3064.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Министерства печати и информации Российской Федерации. 127521, Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Смоленский полиграфический комбинат Министерства печати и информации Российской Федерации. 214020, Смоленск, ул. Смольянинова, 1.



Сине-зеленые (цианеи)
Бактерии
Одно-дольные
Водоросли
Грибы
Покрытосеменные
Лишайники
Мхи
Двудольные
Папоротникообразные
Голосеменные
10° 10 тыс. видов
1° 1 тыс. видов


Простейшие
Губки
Кишечнополостные
Плоские черви
Круглые черви
Кольчатые черви
Малочисленные группы
Млекопитающие
Иглокожие
Хордовые
Моллюски
Двукрылые
Другие членистоногие
Перепончатокрылые
Другие насекомые
Чешуекрылые (бабочки)
Членистоногие
Насекомые
Жесткокрылые (жуки)
Существующие виды
Вымершие виды
20° 60 тыс. видов
10° 30 тыс. видов
1° 3 тыс. видов

